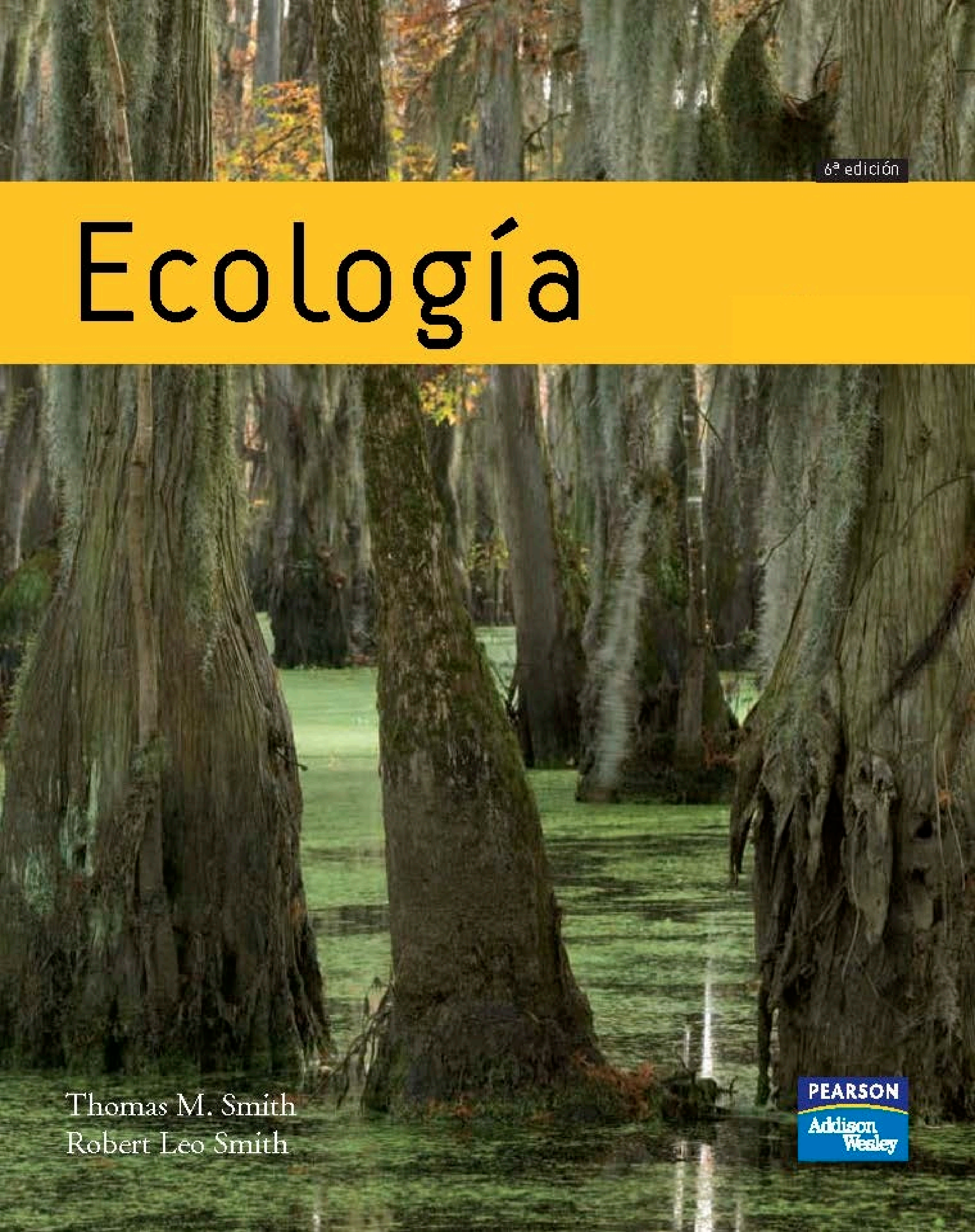


6ª edición

Ecología

Thomas M. Smith
Robert Leo Smith

PEARSON
Addison Wesley

VISIT…

LANZAROTE
Caliente.com

Ecología

Sexta Edición

Thomas M. Smith
Universidad de Virginia

Robert Leo Smith
Universidad de Virginia Occidental, Emérito

Traducción

Elena Sanjosé Román

Revisión Técnica

Cristina Crespo Sánchez
Alfonso Garmendia Salvador
Antonio J. Samo Lumbreras
Universidad Politécnica de Valencia

Eduardo Aparici
Francesc Mezquita
Universidad de Valencia

PEARSON
Addison Wesley

Madrid • México • Santafé de Bogotá • Buenos Aires • Caracas • Lima • Montevideo
San Juan • San José • Santiago • São Paulo • Reading, Massachusetts • Harlow, England

Datos de catalogación bibliográfica

TOMAS M. SMITH Y ROBERT LEO SMITH
Ecología. 6.ª edición
PEARSON EDUCACIÓN, S.A, Madrid, 2007

ISBN: 978-84-7829-084-0
Materia: Ecología general, 574

Formato 215 × 270 Páginas 776

Todos los derechos reservados.
Queda prohibida, salvo excepción prevista en la Ley, cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública y tranformación de esta obra sin contar con autorización de los titulares de propiedad intelectual. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual *(arts. 270 y sgts. Código Penal)*.

DERECHOS RESERVADOS
© 2007 PEARSON EDUCACIÓN, S. A.
C/ Ribera del Loira, 28
28042 Madrid (España)

TOMAS M. SMITH Y ROBERT LEO SMITH
Ecología. 6.ª edición

ISBN: 978-84-7829-084-0
Depósito Legal:

Authorized translation from the English language edition, entitled ELEMENTS OF ECOLOGY, 6th Edition, by SMITH, ROBERT LEO; SMITH, THOMAS M., published by Pearson Education, Inc, publishing as Benjamin Cummings, Copyright © 2006

Equipo editorial:
  Editor: Miguel Martín-Romo
  Técnico Editorial: Marta Caicoya

Equipo de producción:
  Director: José Antonio Clares
  Técnico: Ángela Trelles

Diseño de cubierta: Equipo de diseño de Pearson Educación, S.A.

Composición: Ángel Gallardo Servicios Gráficos, S.L.
Impreso por:

IMPRESO EN ESPAÑA - PRINTED IN SPAIN

Este libro ha sido impreso con papel y tinta ecológicos

Resumen del contenido

Primera parte | Introducción y antecedentes 2
- Capítulo 1 Naturaleza de la ecología 4
- Capítulo 2 Adaptación y evolución 17

Segunda parte | Ambiente físico 44
- Capítulo 3 Clima 46
- Capítulo 4 Ambiente acuático 68
- Capítulo 5 Ambiente terrestre 87

Tercera parte | El organismo y su ambiente 106
- Capítulo 6 Adaptaciones vegetales al medio ambiente 108
- Capítulo 7 Adaptaciones animales al medio ambiente 139
- Capítulo 8 Patrones de ciclos vitales 172

Cuarta parte | Poblaciones 194
- Capítulo 9 Propiedades de las poblaciones 196
- Capítulo 10 Crecimiento poblacional 215
- Capítulo 11 Regulación intraespecífica de la población 235
- Capítulo 12 Metapoblaciones 255

Quinta parte | Interacciones entre especies 270
- Capítulo 13 Competencia interespecífica 272
- Capítulo 14 Depredación 299
- Capítulo 15 Parasitismo y mutualismo 327

Sexta parte | Ecología de comunidades 348
- Capítulo 16 Estructura de las comunidades 350
- Capítulo 17 Factores que influyen en la estructura de las comunidades 370
- Capítulo 18 Dinámica de las comunidades 391
- Capítulo 19 Ecología del paisaje 416

Séptima parte | Ecología del ecosistema 442
- Capítulo 20 Energética del ecosistema 444
- Capítulo 21 Descomposición y circulación de nutrientes 470
- Capítulo 22 Ciclos biogeoquímicos 496

Octava parte | Ecología biogeográfica 518
- Capítulo 23 Ecosistemas terrestres 520
- Capítulo 24 Ecosistemas acuáticos 546
- Capítulo 25 Transiciones tierra-agua 569
- Capítulo 26 Patrones a gran escala de diversidad biológica 585

Novena parte | Ecología humana 598
- Capítulo 27 Crecimiento poblacional, uso de recursos y sostenibilidad 600
- Capítulo 28 Pérdida del hábitat, biodiversidad y conservación 630
- Capítulo 29 Cambio climático global 653

Contenido

Prefacio xviii

Primera Parte | Introducción y antecedentes 2

Capítulo 1 | Naturaleza de la ecología 4

1.1 Los organismos interactúan con el medio ambiente en el contexto del ecosistema 4
1.2 Los componentes del ecosistema forman una jerarquía 5
1.3 La ecología tiene unas raíces complejas 5
1.4 La ecología tiene vínculos estrechos con otras disciplinas 7
Cuestiones de ecología | *El factor humano* 8
1.5 Los ecólogos utilizan métodos científicos 9
Cuantificando la ecología 1.1 | *Clasificación de datos ecológicos* 9
Cuantificando la ecología 1.2 | *Visualización de datos ecológicos: histogramas y gráficos de dispersión* 10
1.6 Los experimentos pueden conducir a predicciones 13
1.7 La incertidumbre es una característica inherente a la ciencia 13
1.8 El individuo es la unidad básica de la ecología 14
Resumen 15
Preguntas de estudio 15
Bibliografía adicional 16

Capítulo 2 | Adaptación y evolución 17

2.1 La selección natural requiere dos condiciones 18
Cuantificando la ecología 2.1 | *Estadística descriptiva* 20
2.2 La heredabilidad es una característica esencial de la selección natural 22
Cuantificando la ecología 2.2 | *Intervalos de confianza* 24
2.3 Los genes son las unidades de la herencia 26
2.4 La variación genética es el ingrediente esencial para la selección natural 28
2.5 La evolución es una modificación en la frecuencia génica 29
2.6 El concepto de especie se basa en el aislamiento genético 30
2.7 El proceso de especiación incluye el desarrollo del aislamiento reproductivo 32
2.8 La variación geográfica en una especie proporciona información sobre el proceso de especiación 34
2.9 Las adaptaciones reflejan compromisos y constricciones 35
Perfil de investigadores | **Beren W. Robinson** 36
Cuestiones de ecología | *La ecología de la resistencia a los antibióticos* 38
Resumen 41
Preguntas de estudio 41
Bibliografía adicional 42

Segunda Parte | Ambiente físico 44

Capítulo 3 | Clima 46

3.1 La Tierra intercepta la radiación solar 46
3.2 La radiación solar interceptada varía según las estaciones 49
Cuantificando la ecología 3.1 | *La transferencia de energía a través de la radiación* 50
3.3 La temperatura del aire disminuye con la altitud 51
3.4 Las masas de aire circulan de forma global 54
3.5 La energía solar, el viento y la rotación de la Tierra crean corrientes oceánicas 56
3.6 La temperatura influye en el contenido de humedad del aire 56
3.7 Las precipitaciones tienen un patrón global característico 58
3.8 La topografía influye en los patrones locales y regionales de las precipitaciones 60
3.9 Suceden variaciones irregulares en el clima a escala regional 60
3.10 La mayoría de los organismos habita en microclimas 62

Cuestiones de ecología | ***Los microclimas urbanos*** 65
Resumen 66
Preguntas de estudio 67
Bibliografía adicional 67

Capítulo 4 | Ambiente acuático 68

4.1 Ciclos del agua entre la Tierra y la atmósfera 68
Cuestiones de ecología | ***Recursos de aguas subterráneas*** 70
4.2 El agua tiene propiedades físicas importantes 71
4.3 En ambientes acuáticos, la luz varía según la profundidad 73
4.4 La temperatura varía según la profundidad del agua 74
4.5 El agua funciona como un solvente 76
4.6 El oxígeno se difunde desde la atmósfera a las aguas superficiales 76
Cuantificando la ecología 4.1 | ***Difusión y ósmosis*** 78
4.7 La acidez tiene una gran influencia sobre los ambientes acuáticos 79
4.8 Los movimientos del agua dan forma a los ambientes de agua dulce y marinos 81
4.9 Las mareas dominan el ambiente marino costero 82
4.10 La zona de transición entre los ambientes de agua dulce y los de agua salada presentan constricciones únicas 83
Resumen 84
Preguntas de estudio 86
Bibliografía adicional 86

Capítulo 5 | Ambiente terrestre 87

5.1 La vida terrestre impone constricciones únicas 88
5.2 La cubierta vegetal afecta a la distribución vertical de la luz 89
Cuantificando la ecología 5.1 | ***Ley de Beer y atenuación de la luz*** 92
5.3 El suelo es el cimiento del que depende la vida terrestre 92
5.4 La formación de suelos comienza con la meteorización 94
5.5 En la formación de suelos participan cinco factores interrelacionados 94
5.6 El suelo presenta determinadas características físicas únicas 95
5.7 El suelo presenta capas horizontales u horizontes 96
5.8 La capacidad de retención de humedad es una característica esencial del suelo 97
5.9 La capacidad de intercambio iónico es importante para la fertilidad del suelo 98
5.10 Los procesos básicos de formación de suelo producen diferentes suelos 99
Cuestiones de ecología | ***Utilización de la tierra y salinización del suelo*** 102
Resumen 103
Preguntas de estudio 104
Bibliografía adicional 104

Tercera Parte | El organismo y su ambiente 106

Capítulo 6 | Adaptaciones vegetales al medio ambiente 108

6.1 La fotosíntesis es la conversión de dióxido de carbono en monosacáridos 109
6.2 La luz que recibe un vegetal influye en su actividad fotosintética 110
6.3 La fotosíntesis implica intercambios entre el vegetal y la atmósfera 110
6.4 El agua se desplaza desde el suelo, a través del vegetal, hacia la atmósfera 111
6.5 El proceso de la captación de carbono difiere entre los vegetales acuáticos y terrestres 114
6.6 La temperatura de los vegetales refleja su balance energético con el medio ambiente circundante 114
6.7 El carbono absorbido en la fotosíntesis se destina a la producción de tejidos vegetales 116
6.8 Las constricciones impuestas por el ambiente físico han resultado en un amplio abanico de adaptaciones vegetales 117
6.9 Las especies vegetales se adaptan tanto a la elevada luminosidad como a la baja luminosidad 118
Perfil de investigadores | **Kaoru Kitajima** 122
Cuantificando la ecología 6.1 | ***Tasa de crecimiento relativo*** 124
6.10 La relación entre la temperatura y la demanda de agua influye en las adaptaciones vegetales 126

Cuestiones de ecología | ***El calentamiento global y las uvas*** 127

6.11 Los vegetales varían en su respuesta a las temperaturas ambientales 130

6.12 Los vegetales presentan adaptaciones a las variaciones en la disponibilidad de nutrientes 133

Resumen 136

Preguntas de estudio 138

Bibliografía adicional 138

Capítulo 7 | Adaptaciones animales al medio ambiente 139

7.1 Los animales poseen diferentes formas de obtener energía y nutrientes 140

7.2 Los animales tienen diferentes necesidades nutricionales 143

7.3 La disponibilidad de minerales afecta al crecimiento y la reproducción de los animales 144

7.4 Los animales necesitan oxígeno para liberar la energía contenida en los alimentos 145

7.5 La regulación de las condiciones internas implica la homeostasis y la retroalimentación 147

7.6 Los animales intercambian energía con el medio ambiente que los rodea 148

7.7 Los animales se clasifican en tres grupos según la regulación de la temperatura 149

7.8 Los poiquilotermos dependen de las temperaturas del entorno 149

Perfil de investigadores | **Martin Wikelski** 150

Cuantificando la ecología 7.1 | *Intercambio térmico y regulación de la temperatura* 152

7.9 Los homeotermos escapan de las restricciones térmicas del entorno 155

7.10 La endotermia y la ectotermia implican ventajas y desventajas 157

7.11 Los heterotermos adoptan características de los ectotermos y los endotermos 158

7.12 El torpor ayuda a algunos animales a conservar la energía 159

7.13 Algunos animales usan medios fisiológicos únicos para el equilibrio térmico 160

7.14 El mantenimiento del equilibrio hídrico para los animales terrestres se restringe a la ingesta y conservación 161

7.15 Los animales de ambientes acuáticos se enfrentan a problemas únicos en el mantenimiento del equilibrio hídrico 162

7.16 La flotabilidad ayuda a los organismos acuáticos a mantenerse a flote 163

7.17 Los ciclos diarios y estacionales de luz y oscuridad influyen en la actividad del animal 163

7.18 La duración crítica del día desencadena respuestas estacionales 164

Cuestiones de ecología | ***Seres humanos y ciclo diurno*** 165

7.19 Los ritmos de actividad de los organismos intermareales siguen los ciclos de las mareas 167

Resumen 168

Preguntas de estudio 170

Bibliografía adicional 170

Capítulo 8 | Patrones de ciclos vitales 172

8.1 La reproducción puede ser sexual o asexual 173

8.2 La reproducción sexual puede ser de varias formas 173

8.3 Los ecosistemas de apareamiento describen la formación de parejas de machos y hembras 175

8.4 Conseguir pareja supone una selección sexual 176

8.5 Las hembras pueden seleccionar a sus parejas basándose en sus recursos 177

8.6 Los organismos disponen tiempo y energía para la reproducción 177

Perfil de investigadores | **Alexandra L. Basolo** 178

8.7 Las especies difieren en el tiempo de reproducción 180

8.8 La inversión parental depende del número y del tamaño de las crías 181

8.9 La fecundidad depende de la edad y el tamaño 181

Cuantificando la ecología 8.1 | *La interpretación de los compromisos* 182

8.10 El abastecimiento de alimentos afecta a la producción parental 184

8.11 El esfuerzo reproductivo puede variar con la latitud 184

8.12 La selección del hábitat influye en el éxito reproductivo 186

8.13 Las condiciones ambientales influyen en la evolución de las características del ciclo vital 187

Cuestiones de ecología* | *El ciclo del maíz: una historia de selección no natural 188

Resumen 190

Preguntas de estudio 191

Bibliografía adicional 191

Cuarta Parte | Poblaciones 194

Capítulo 9 | Propiedades de las poblaciones 196

9.1 Los organismos pueden ser unitarios o modulares 196

9.2 La distribución de una población determina su ubicación espacial 198

9.3 La abundancia refleja la densidad y la distribución de la población 199

9.4 Para determinar la densidad se necesita un muestreo 202

Cuantificando la ecología 9.1* | *Muestreo de una población 204

9.5 Las poblaciones tienen estructuras de edad 204

9.6 Las proporciones sexuales en las poblaciones pueden variar según la edad 208

9.7 Los individuos se desplazan dentro de la población 208

9.8 La distribución y la densidad de la población cambian en tiempo y espacio 209

Cuestiones de ecología* | *Dispersión asistida por humanos 211

Resumen 212

Preguntas de estudio 213

Bibliografía complementaria 213

Capítulo 10 | Crecimiento poblacional 215

10.1 El crecimiento poblacional refleja la diferencia entre las tasas de natalidad y mortalidad 215

Cuantificando la ecología 10.1* | *Derivadas y ecuaciones diferenciales 218

10.2 Las tablas de vida proporcionan un patrón de mortalidad y supervivencia características de la edad 218

Cuantificando la ecología 10.2* | *Modelo exponencial del crecimiento poblacional 220

10.3 Diferentes tipos de tablas de vida reflejan diferentes enfoques de las cohortes definitorias y estructuras de edades 221

Cuantificando la ecología 10.3* | *Esperanza de vida 222

10.4 Las tablas de vida proporcionan datos para las curvas de mortalidad y supervivencia 223

10.5 La tasa de natalidad es específica de la edad 224

10.6 La tasa de natalidad y la supervivencia determinan la tasa de reproducción neta 225

10.7 Las tasas de natalidad y mortalidad específicas de la edad se pueden utilizar para proyectar el crecimiento poblacional 226

10.8 Los procesos estocásticos pueden influir en la dinámica poblacional 229

10.9 Varios factores pueden conducir a la extinción de la población 229

10.10 Las poblaciones pequeñas son propensas a extinguirse 230

Cuestiones de ecología* | *Control biológico y el efecto Allee 231

Resumen 232

Preguntas de estudio 233

Bibliografía adicional 234

Capítulo 11 | Regulación intraespecífica de la población 235

11.1 El ambiente sirve para restringir el crecimiento poblacional 235

11.2 La regulación poblacional implica dependencia de la densidad 237

Cuantificando la ecología 11.1* | *Modelo logístico de crecimiento poblacional 238

Cuestiones de ecología* | *Capacidad de carga humana 239

11.3 La competencia se origina cuando los recursos son limitados 240

11.4 La competencia intraespecífica afecta al crecimiento y desarrollo 241

11.5 La competencia intraespecífica puede reducir la reproducción 243

11.6 La elevada densidad resulta estresante para los individuos 245

11.7 La dispersión puede depender de la densidad 245

11.8 El comportamiento social sirve para poner límites a las poblaciones 245

11.9 La territorialidad sirve para regular el crecimiento poblacional 246

Perfil de investigadores | **T. Scott Sillett** 248
11.10 Las plantas se apoderan del espacio y de los recursos 250
11.11 Los factores independientes de la densidad pueden afectar al crecimiento poblacional 250
Resumen 252
Preguntas de estudio 253
Bibliografía adicional 253

Capítulo 12 | Metapoblaciones 255

12.1 Cuatro condiciones definen una metapoblación 257
12.2 La dinámica metapoblacional consiste en el equilibrio entre la colonización y la extinción 257
Cuantificando la ecología 12.1* | *Proporción en equilibrio de parcelas ocuapdas 259
12.3 La superficie de parcela y el aislamiento influyen en la dinámica metapoblacional 259
Cuestiones de ecología | ***Concepto de metapoblación en la ecología de conservación*** 262
12.4 La heterogeneidad del hábitat afecta a la persistencia de las poblaciones locales 262
12.5 Algunas parcelas de hábitat constituyen la principal fuente de emigrantes 264
12.6 Ciertos factores sirven para sincronizar la dinámica de las poblaciones locales 265
12.7 Las especies difieren en la tasa potencial de colonización y de extinción 266
12.8 La manera óptima de analizar el concepto de población es a través de un marco jerárquico 267
Resumen 268
Preguntas de estudio 269
Bibliografía adicional 269

Quinta parte | Interacciones entre especies 270

Capítulo 13 | Competencia interespecífica 272

13.1 La competencia interespecífica involucra a dos o más especies 272
13.2 La competencia interespecífica puede desembocar en cuatro posibles resultados 273
13.3 Los experimentos de laboratorio apoyan las ecuaciones de Lotka-Volterra 275
13.4 Los estudios apoyan el principio de exclusión competitiva 276
Cuantificando la ecología 13.1* | *Interpretación de isoclinas poblacionales 277
13.5 Los factores independientes de los recursos influyen sobre la competencia 278
13.6 La variación temporal del ambiente influye sobre las interacciones competitivas 278
13.7 La competencia se da por múltiples recursos 279
Perfil de investigadores | **Katherine N. Suding** 280
13.8 Las aptitudes competitivas relativas cambian junto con los gradientes ambientales 282
Cuantificando la ecología 13.2* | *Competencia bajo condiciones ambientales variables: aplicación del modelo de Lotka-Volterra 284
13.9 La competencia interespecífica influye en el nicho de una especie 287
13.10 La coexistencia de especies a menudo afecta al reparto de los recursos disponibles 289
13.11 La competencia puede influir sobre la selección natural 293
Cuestiones de ecología | ***Ofreciendo una ventaja competitiva: el control de las malas hierbas en la agricultura*** 294
13.12 La competencia es una interacción compleja que comprende factores bióticos y abióticos 294
Resumen 296
Preguntas de estudio 297
Bibliografía adicional 298

Capítulo 14 | Depredación 299

14.1 La depredación puede expresarse de diversas formas 300
14.2 El modelo matemático describe las bases de la depredación 300
14.3 El modelo propone la regulación mutua de la población 302
14.4 Las respuestas funcionales relacionan el consumo de la presa con su densidad 303
14.5 Los depredadores responden numéricamente a la densidad variable de las presas 306
14.6 El aprovisionamiento implica decisiones basadas en la distribución del tiempo y de la energía 308

14.7 Las especies en busca de alimento seleccionan las áreas más productivas 309

Cuantificando la ecología 14.1* | *Un modelo simple para el aprovisionamiento óptimo 310

14.8 Los riesgos de la depredación pueden influir en las conductas de aprovisionamiento 312

14.9 La coevolución es posible entre el depredador y su presa 313

14.10 Los animales presa han desarrollado defensas contra los depredadores 313

14.11 Los depredadores han desarrollado tácticas de caza eficaces 315

***Perfil de investigadores* | Rick A. Relyea** 316

14.12 Las presas de los herbívoros son las plantas 318

14.13 Las plantas se defienden de los herbívoros 319

Cuestiones de ecología* | *Pastoreo en el Oeste 320

14.14 Las plantas, los herbívoros y los carnívoros interactúan entre ellos 322

14.15 Los depredadores influyen en la dinámica de las presas a través de efectos letales y no letales 322

Resumen 324

Preguntas de estudio 325

Bibliografía adicional 326

Capítulo 15 | Parasitismo y mutualismo 327

15.1 Los parásitos captan recursos de los organismos hospedadores 328

15.2 Los hospedadores proporcionan diferentes hábitats para los parásitos 328

15.3 Existe la transmisión directa entre organismos hospedadores 328

15.4 La transmisión entre hospedadores implica un vector intermediario 329

15.5 Diversos hospedadores y estadios participan en la transmisión 330

15.6 Los hospedadores responden frente a las invasiones parasitarias 330

15.7 Los parásitos afectan a la supervivencia y reproducción del hospedador 332

15.8 Los parásitos regulan las poblaciones de hospedadores 332

Cuestiones de ecología* | *Plagas en nosotros 334

15.9 El parasitismo puede convertirse en una relación positiva 335

15.10 Los mutualismos simbióticos participan en la transferencia de nutrientes 336

15.11 Algunos mutualismos simbióticos son defensivos 337

***Perfil de investigadores* | John J. Stachowicz** 338

15.12 Los mutualismos pueden ser asimbióticos 340

15.13 Los mutualismos suelen ser necesarios para la polinización 341

15.14 Los mutualismos participan en la dispersión de semillas 341

Cuantificando la ecología 15.1* | *Modelo de interacciones mutualistas 342

15.15 El mutualismo puede afectar a la dinámica poblacional 344

Resumen 345

Preguntas de estudio 346

Bibliografía adicional 346

Sexta Parte | Ecología de comunidades 348

Capítulo 16 | Estructura de las comunidades 350

16.1 El número de especies y su abundancia relativa definen la diversidad 350

16.2 La supremacía numérica define la dominancia 353

16.3 Las especies clave influyen en la estructura de la comunidad de manera no proporcional a su cantidad 353

Cuestiones de ecología* | *La medición de la diversidad biológica 354

16.4 Las redes tróficas describen las interacciones entre las especies 356

16.5 Las especies dentro de una comunidad pueden clasificarse en grupos funcionales 358

16.6 Las comunidades tienen una estructura física definitiva 358

16.7 La zonación es el cambio espacial en la estructura de la comunidad 361

16.8 Generalmente es difícil definir los límites entre las comunidades 363

Cuantificando la ecología 16.1* | *Similitud entre las comunidades 364

16.9 Dos visiones contrastadas de la comunidad 366

Resumen 368

Preguntas de estudio 368
Bibliografía adicional 369

Capítulo 17 | Factores que influyen en la estructura de las comunidades 370

17.1 El nicho fundamental restringe la estructura de las comunidades 370
17.2 Las interacciones entre las especies son difusas 372
Cuantificando la ecología 17.1 | La cuantificación de la estructura de las redes tróficas: conectancia 373
17.3 Las redes tróficas ilustran las interacciones indirectas 374
17.4 Las redes tróficas implican controles en la estructura de las comunidades 377
Cuestiones de ecología | ¿Remaches o redundancia? 378
17.5 Las interacciones entre especies a lo largo de los gradientes ambientales son afectadas por la tolerancia al estrés y la competencia 380
17.6 La heterogeneidad ambiental influye en la diversidad de las comunidades 383
17.7 La disponibilidad de recursos puede influir en la diversidad vegetal dentro de una comunidad 385
***Perfil de investigadores* | Sally D. Hacker** 386
Resumen 388
Preguntas de estudio 389
Bibliografía adicional 390

Capítulo 18 | Dinámica de las comunidades 391

18.1 Cambios en la estructura de la comunidad a través del tiempo 391
Cuestiones de ecología | Bosques americanos 394
18.2 La sucesión primaria ocurre en sustratos recientemente expuestos 396
18.3 La sucesión secundaria ocurre después de las perturbaciones 397
18.4 El estudio de la sucesión tiene una rica historia 398
18.5 La sucesión está asociada a los cambios autogénicos en las condiciones ambientales 400
Cuantificando la ecología 18.1 | Cuantificando la sucesión: tasas de renovación 402
18.6 Cambios en la diversidad de las especies durante la sucesión 404
18.7 La sucesión implica a especies heterótrofas 405
18.8 Se producen cambios sistemáticos en la estructura de la comunidad como resultado del cambio ambiental alogénico en distintas escalas de tiempo 408
18.9 La estructura de la comunidad cambia con el tiempo geológico 409
18.10 Volver al concepto de comunidad 412
Resumen 414
Preguntas de estudio 415
Bibliografía adicional 415

Capítulo 19 | Ecología del paisaje 416

19.1 Los procesos ambientales crean un mosaico de manchas en el paisaje 417
19.2 Las zonas de transición ofrecen condiciones y hábitats diversos 418
Cuantificando la ecología 19.1 | Sistemas de información geográfica 420
19.3 El tamaño y la forma de la mancha son cruciales para la diversidad de las especies 422
19.4 La teoría de la biogeografía de islas se aplica a las manchas del paisaje 426
19.5 En los paisajes fragmentados, los corredores permiten movimientos entre las manchas 428
19.6 La metapoblación es un concepto central en el estudio de la dinámica del paisaje 429
***Perfil de investigadores* | Nick M. Haddad** 430
19.7 La frecuencia, intensidad y escala determinan el impacto de las perturbaciones 432
19.8 Los diferentes procesos naturales funcionan como perturbaciones 433
Cuestiones de ecología | Los incendios en Yellowstone de 1988 434
19.9 La perturbación humana crea algunos de los efectos de mayor duración 437
19.10 El paisaje representa un mosaico cambiante de comunidades 438
Resumen 439
Preguntas de estudio 440
Bibliografía adicional 440

Séptima parte | Ecología del ecosistema 442

Capítulo 20 | Energética del ecosistema 444

20.1 Las leyes de la termodinámica dirigen el flujo de energía 445
20.2 La energía fijada mediante el proceso de fotosíntesis constituye la producción primaria 445
20.3 La temperatura, la luz y los nutrientes controlan la producción primaria en los ecosistemas terrestres 446

Cuantificando la ecología 20.1* | *Cálculo de la producción primaria neta mediante datos obtenidos por satélite 447

20.4 La temperatura, la luz y los nutrientes controlan la producción primaria en los ecosistemas acuáticos 450
20.5 La asignación de energía y la forma de vida vegetal influyen en la producción primaria 452
20.6 La producción primaria varía con el tiempo 454
20.7 La producción primaria limita la producción secundaria 456
20.8 Los consumidores difieren en la eficiencia de producción 457

Cuestiones de ecología* | *Apropiación humana de la producción primaria neta 458

***Perfil de investigadores* | Brian Silliman** 460

20.9 Los ecosistemas cuentan con dos cadenas tróficas principales 462
20.10 Los flujos de energía por los niveles tróficos pueden cuantificarse 463
20.11 La eficiencia de consumo determina la vía del flujo de energía en el ecosistema 464
20.12 La energía disminuye en los sucesivos niveles tróficos 465

Resumen 467
Preguntas de estudio 468
Bibliografía adicional 469

Capítulo 21 | Descomposición y circulación de nutrientes 470

21.1 Los nutrientes más esenciales se reciclan dentro del ecosistema 471
21.2 La descomposición es un proceso complejo que es llevado a cabo por una gran variedad de organismos 472
21.3 El estudio de la descomposición supone el seguimiento de la materia orgánica muerta hasta su destino final 473
21.4 Un gran número de factores influyen en la tasa de descomposición 474

Cuantificando la ecología 21.1* | *La estimación de la tasa de descomposición 475

***Perfil de investigadores* | Edward A. G. (Ted) Schuur** 478

21.5 Los nutrientes de la materia orgánica se mineralizan durante la descomposición 480
21.6 La descomposición se produce en ambientes acuáticos 482
21.7 Los procesos clave de los ecosistemas influyen en la tasa de circulación de los nutrientes 483

Cuestiones de ecología* | *Fertilizantes de nitrógeno 484

21.8 La circulación de nutrientes de los ecosistemas terrestres difiere de la de los ecosistemas acuáticos de aguas abiertas 487
21.9 El flujo del agua influye en la circulación de nutrientes de ríos y arroyos 489
21.10 Los ambientes terrestres y marinos influyen en la circulación de nutrientes de los ecosistemas costeros 491
21.11 Las corrientes oceánicas superficiales producen un transporte vertical de nutrientes 492

Resumen 492
Preguntas de estudio 494
Bibliografía adicional 494

Capítulo 22 | Ciclos biogeoquímicos 496

22.1 Existen dos tipos fundamentales de ciclos biogeoquímicos 497

Cuantificando la ecología 22.1* | *La cuantificación de los ciclos biogeoquímicos: reservas y flujos 498

22.2 Entrada de nutrientes en el ecosistema 498
22.3 La salida de nutrientes produce su pérdida en el ecosistema 499
22.4 Los ciclos biogeoquímicos pueden observarse desde una perspectiva global 500

22.5 El ciclo del carbono está estrechamente ligado al flujo de energía 500
22.6 El ciclo del carbono varía a lo largo del día y con las estaciones 502
22.7 El ciclo global del carbono implica intercambios entre la atmósfera, los océanos y la tierra 503
22.8 El ciclo del nitrógeno comienza con la fijación atmosférica del nitrógeno 504
22.9 El ciclo del fósforo no tiene reservas atmosféricas 507
Cuestiones de ecología | ***La saturación de nitrógeno*** 508
22.10 El ciclo del azufre es sedimentario y gaseoso 511
22.11 El ciclo global del azufre no se comprende del todo 512
22.12 El ciclo del oxígeno se encuentra en gran medida bajo control biológico 513
22.13 Los diferentes ciclos biogeoquímicos están relacionados 514
Resumen 515
Preguntas de estudio 517
Bibliografía adicional 517

Octava parte | Ecología biogeográfica 518

Capítulo 23 | Ecosistemas terrestres 520
23.1 Los ecosistemas terrestres reflejan las adaptaciones de las formas de vida vegetal predominante 521
23.2 Las selvas tropicales caracterizan la zona ecuatorial 524
Cuantificando la ecología 23.1 | ***Climodiagramas*** 526
23.3 Las sabanas tropicales son características de las regiones semiáridas con lluvia estacional 526
23.4 Los desiertos representan un grupo de ecosistemas diverso 529
23.5 Los climas mediterráneos contienen formaciones arbustivas templadas 532
23.6 Los ecosistemas forestales predominan en las regiones más húmedas de la zona templada 534
23.7 Los ecosistemas de pradera de la zona templada varían con el clima y la geografía 536
23.8 Los bosques de coníferas predominan en las zonas templadas, frías y boreales 538
23.9 La precipitación baja y las temperaturas frías definen la tundra ártica 540
Resumen 542
Preguntas de estudio 544
Bibliografía adicional 544

Capítulo 24 | Ecosistemas acuáticos 546
24.1 Los lagos tienen diversos orígenes 547
24.2 Los lagos presentan características físicas bien definidas 548
24.3 Los organismos vivos varían en las diferentes zonas de los lagos 549
Cuestiones de ecología | ***Embalses: regulación del flujo de los ecosistemas fluviales*** 550
24.4 El carácter de un lago refleja su paisaje circundante 551
24.5 Los ecosistemas de aguas corrientes varían en su estructura y tipo de hábitats 552
24.6 La vida está altamente adaptada a las aguas corrientes 553
Cuantificando la ecología 24.1 | ***Flujo de cursos de agua*** 554
24.7 El ecosistema de aguas corrientes es un ambiente en continuo cambio 557
24.8 Los ríos fluyen hacia el mar, formando estuarios 558
24.9 El océano presenta zonación y estratificación 560
24.10 Las comunidades pelágicas varían entre las zonas verticales 560
24.11 El bentos constituye un mundo propio 562
24.12 Los arrecifes de coral son ecosistemas complejos construidos por colonias de corales 563
24.13 La productividad de los océanos está condicionada por la luz y los nutrientes 565
Resumen 566
Preguntas de estudio 567
Bibliografía adicional 568

Capítulo 25 | Transiciones tierra-agua 569
25.1 La zona intermareal es la transición entre ambientes terrestres y marinos 569
25.2 Las líneas costeras rocosas tienen un marcado patrón de zonación 570

25.3 Las costas fangosas y las costas de arena son ambientes severos 572

25.4 Las mareas y la salinidad determinan la estructura de las marismas saladas 574

25.5 Los manglares reemplazan a las marismas saladas en las regiones tropicales 575

25.6 Los humedales de agua dulce son un variado grupo de ecosistemas 576

Cuestiones de ecología* | *El continuo deterioro de los humedales 578

25.7 La hidrología determina la estructura de los humedales de agua dulce 580

25.8 En los humedales de agua dulce se desarrolla una rica diversidad de vida 582

Resumen 582

Preguntas de estudio 583

Bibliografía adicional 583

Capítulo 26 | Patrones a gran escala de diversidad biológica 585

26.1 La diveridad biológica de la Tierra se ha modificado a lo largo del tiempo geológico 585

26.2 Las extinciones del pasado se aglutinaron en el tiempo 587

26.3 Los patrones regionales y globales de diversidad de especies varían geográficamente 587

26.4 La riqueza de especies en los ecosistemas terrestres se relaciona con el clima y la producción 588

26.5 En los ambientes marinos existe una relación inversa entre la producción y la diversidad 591

Cuantificando la ecología 26.1* | *Cuantificando la biodiversidad: comparación de la riqueza de especies mediante curvas de rarificación⁺ 592

26.6 La diversidad de especies varía en función de procesos que operan a varias escalas 594

Resumen 595

Preguntas de estudio 595

Bibliografía adicional 595

Novena parte | Ecología humana 598

Capítulo 27 | Crecimiento poblacional, uso de recursos y sostenibilidad 600

27.1 El uso sostenible de los recursos implica un equilibrio entre la oferta y la demanda 602

27.2 La sostenibilidad puede estar indirectamente limitada por las consecuencias adversas de la utilización de recursos 604

27.3 La sostenibilidad es un concepto aprendido de los ecosistemas naturales 604

27.4 Las prácticas agrícolas varían según el nivel de entrada de energía 605

27.5 La agricultura de roza y quema representa una forma agrícola dominante en los trópicos húmedos 605

27.6 La agricultura industrializada domina las zonas templadas 607

27.7 Los diferentes métodos agrícolas representan un compromiso entre sostenibilidad y productividad 608

27.8 La agricultura sostenible depende de una variedad de métodos 610

27.9 El objetivo de la silvicultura sostenible es alcanzar un equilibrio entre el crecimiento neto y la corta 611

Cuestiones de ecología* | *Guerra a los insectos 612

27.10 La explotación de las pesquerías ha llevado a la necesidad de su gestión 617

***Perfil de investigadores* | Deborah Lawrence** 618

27.11 La gestión de las pesquerías requiere una aproximación a los ecosistemas 621

Cuantificando la ecología 27.1* | *Rendimiento máximo sostenible 622

Cuantificando la ecología 27.2* | *Descontando el futuro 624

27.12 La economía es un factor clave que dirige la gestión de los recursos 626

Resumen 627

Preguntas de estudio 628

Bibliografía adicional 629

Capítulo 28 | Pérdida del hábitat, biodiversidad y conservación 630

28.1 La destrucción del hábitat es la causa principal de las extinciones de especies actuales 631

28.2 Las especies exóticas introducidas por los humanos constituyen una amenaza para muchas especies nativas 633

28.3 Las especies difieren en la susceptibilidad a la extinción 634

28.4 La identificación de especies amenazadas resulta fundamental para los esfuerzos de conservación 635

Cuestiones de ecología | ***Los lobos del Parque Nacional Yellowstone*** 636

Cuantificando la ecología 28.1 | ***Estocasticidad demográfica y probabilidad de extinción*** 637

Cuestiones de ecología | ***Especies en peligro de extinción - Legislación en peligro de extinción*** 638

28.5 Las regiones de alta diversidad de especies son de particular importancia 638

28.6 La protección de poblaciones es crucial para los esfuerzos de conservación 640

Cuantificando la ecología 28.2 | ***Tamaño poblacional efectivo*** 642

28.7 El reestablecimiento de poblaciones mediante la reintroducción resulta necesario para algunas especies 643

28.8 La conservación de hábitats sirve para proteger comunidades enteras 644

28.9 La conservación de hábitats implica el establecimiento de áreas protegidas 645

28.10 La restauración de hábitats suele ser necesaria para el esfuerzo de conservación 649

28.11 La ética ambiental es el núcleo de la conservación 650

Resumen 651

Preguntas de estudio 652

Bibliografía adicional 652

Capítulo 29 | Cambio climático global 653

29.1 Los gases de efecto invernadero influyen en el balance energético y en el clima de la Tierra 654

29.2 La concentración atmosférica de dióxido de carbono está en aumento 654

29.3 Seguimiento del destino de las emisiones de CO_2 655

29.4 Las concentraciones atmosféricas de CO_2 afectan a la absorción de CO_2 por parte de los océanos 657

29.5 Las plantas responden al aumento del nivel de CO_2 atmosférico 657

29.6 Los gases de efecto invernadero están cambinado el clima global 659

Cuantificando la ecología 29.1 | ***Detección de tendencias*** 662

29.7 Los cambios climáticos afectarán a los ecosistemas en muchos niveles 662

Cuestiones de ecología | ***¿Quién encendió la calefacción?*** 666

29.8 El cambio climático modificará la distribución global de los ecosistemas 670

29.9 El calentamiento global podría elevar el nivel del mar y afectar a los ambientes costeros 672

29.10 El cambio clilmático afectará a la producción agrícola 673

29.11 El cambio climático afectará directa e indirectamente a la salud humana 675

Perfil de investigadores | **Erika Zavaleta** 676

29.12 La comprensión del cambio global requiere del estudio de la ecología a escala global 679

Resumen 680

Preguntas de estudio 681

Bibliografía adicional 681

Referencias R–1

Glosario G–1

Créditos C–1

Índice I–1

Prefacio

La primera edición de *Ecología* apareció en 1976 como una versión abreviada de *Ecología y biología de campo*. Desde ese momento, *Ecología* ha evolucionado hasta convertirse en un libro de texto destinado a utilizarse en un curso de introducción a la ecología de un semestre de duración. Aunque está dirigido principalmente a estudiantes de ciencias biológicas, al escribir este texto nos guiamos por la convicción de que la ecología debe ser parte de una educación humanista. Creemos que los alumnos que estudian disciplinas tan diversas como economía, sociología, ingeniería, ciencias políticas, derecho, historia, filología, idiomas y otras similares deben tener una comprensión básica de la ecología por la sencilla razón de que incide en la vida de cada uno.

Estructura y contenido

La estructura y contenido de este texto se guían por nuestra creencia básica de que: 1) La unidad fundamental en el estudio de la ecología es el organismo individual y 2) el concepto de adaptación a través de la selección natural proporciona un marco de referencia para unificar el estudio de la ecología a niveles más elevados de organización: poblaciones, comunidades y ecosistemas. Uno de los temas centrales en el texto es el concepto de compromisos: la serie de adaptaciones (características) que permiten que el organismo sobreviva, crezca y se reproduzca bajo un conjunto de condiciones ambientales inevitablemente imponen restricciones en sus capacidades funcionales (sobrevivir, crecer y reproducirse) del mismo modo bajo diferentes condiciones ambientales. Estas condiciones ambientales incluyen tanto el entorno físico como la variedad de organismos (de la misma especie y de otras) que ocupan el mismo hábitat. Este esquema básico sienta las bases para comprender la dinámica de las poblaciones tanto desde un punto de vista demográfico, como evolutivo.

El texto está dividido en nueve partes. La *Primera parte* presenta la ciencia de la ecología y examina los procesos de unificación de la selección natural y la evolución. La *Segunda parte* examina las restricciones que el ambiente físico, tanto acuático como terrestre, impone a los organismos vivos. La *Tercera parte* explora las adaptaciones de los organismos al ambiente físico, y tiene en cuenta tanto los organismos que obtienen su energía del sol (autótrofos), como aquellos que la obtienen del consumo del tejido de plantas y animales en descomposición (heterótrofos).

La *Cuarta parte* examina las propiedades de las poblaciones, y hace hincapié en cómo las características expresadas en el nivel de los organismos individuales (las características de los ciclos vitales examinadas en la *Tercera parte*) en última instancia determinan la dinámica colectiva de la población. La *Quinta parte* desarrolla nuestra exposición desde la interacción entre individuos de la misma especie hasta la interacción entre poblaciones de especies diferentes (interacciones interespecíficas). En estos capítulos ampliamos nuestra visión de las adaptaciones al medio desde la perspectiva del ambiente físico, hasta el papel de las interacciones entre las especies en el proceso de selección natural y en la dinámica de las poblaciones.

La *Sexta parte* explora el tema de las comunidades ecológicas. Esta exposición se basa en los temas tratados en las *partes* de *Tercera* a *Quinta* para examinar los factores que influyen en la distribución y la abundancia de las especies a través de los gradientes ambientales, tanto espaciales como temporales.

La *Séptima parte* combina las explicaciones de las comunidades ecológicas *(Sexta parte)* y el ambiente físico (*Segunda parte*) para desarrollar el concepto de ecosistema. Esta parte se centra en el flujo de energía y materia a través de los sistemas naturales. La *Octava parte* continúa con la explicación de las comunidades y los ecosistemas en el contexto de la biogeografía, mediante un examen de la distribución de los ecosistemas acuáticos y terrestres a gran escala, así como también los patrones regionales y globales de la diversidad biológica.

La *Novena parte* centra su atención en las interacciones entre los seres humanos y los ecosistemas. En este punto examinamos los temas medioambientales importantes de actualidad relacionados con el crecimiento de la población, la utilización de recursos sostenibles, la disminución de la diversidad biológica y el cambio climático global. El objetivo de estos capítulos es la exploración del papel de la ciencia de la ecología tanto en la comprensión como en el tratamiento de estos asuntos medioambientales críticos.

A lo largo del texto exploramos este abanico de temas basándonos en la investigación actual de varios campos de la ecología, al ofrecer ejemplos que permiten que el lector desarrolle una comprensión de la historia natural de las especies, la ecología del lugar (ecosistemas específicos), y el proceso básico de la ciencia.

Novedades de la sexta edición

Aquellos que están familiarizados con la quinta edición de este texto encontrarán una gran variedad de cambios en esta nueva edición de *Ecología*. Además de la actualización de muchos ejemplos y temas para reflejar las investigaciones más recientes y sus resultados en el campo de la ecología, hemos realizado un gran número de cambios en la organización y el contenido del texto.

Hemos reorganizado la sexta edición en nueve partes, lo que refleja dos cambios principales en la presentación de los materiales relativos a la comunidad ecológica y a la aplicación de la ecología en los asuntos medioambientales actuales. En la quinta edición, la explicación de las poblaciones (*Cuarta parte: Poblaciones*) iba seguida de la *Quinta parte: Comunidades*, que incluía temas relacionados con las interacciones interespecíficas (competencia, depredación, parasitismo y mutualismo). En la sexta edición, la explicación de las interacciones interespecíficas se presenta en la *Quinta parte: Interacciones entre especies*. Esta nueva parte sigue a la explicación de las poblaciones (*Cuarta parte: Poblaciones*) y precede a la discusión de la ecología comunitaria (*Sexta parte: Ecología de comunidades*). La presentación de la ecología comunitaria en la *Sexta parte* se ha reorganizado en tres capítulos que tratan los patrones de la estructura de la comunidad (*Capítulo 16*: *Estructura de las comunidades*), los factores que influyen en la estructura de las comunidades (*Capítulo 17: Factores que influyen la estructura de las comunidades*), y la dinámica de las comunidades (*Capítulo 18: Dinámica de las comunidades*). A continuación de estos tres capítulos, se desarrollan los paisajes (*Capítulo 19: Ecología del paisaje*).

Una característica histórica del texto de *Ecología* es nuestra intención de aplicar la ciencia de la ecología a temas medioambientales de actualidad, lo que proporciona a los estudiantes una comprensión inmediata de la importancia de la ecología en la relación existente entre la población humana y el ambiente natural. En la quinta edición, los temas relacionados con la conservación, sostenibilidad y cambio climático se trataron a lo largo de varios capítulos del texto. En la sexta edición, hemos reorganizado este material en una nueva *Novena parte: Ecología humana.* Este apartado consta de tres capítulos: *Capítulo 26: Crecimiento de la población, uso de recursos, y sostenibilidad; Capítulo 27: Pérdida de hábitat, biodiversidad, y conservación;* y *Capítulo 29: Cambio climático global.* Este nuevo apartado ha incorporado material que previamente se encontraba en el *Capítulo 18: Interacciones del ser humano con las poblaciones naturales* y el *Capítulo 23: Intrusión humana en los ciclos biogeoquímicos* en la quinta edición.

Además de la reorganización más amplia de los temas relacionados con la ecología de comunidades y la ecología aplicada, en la sexta edición hemos realizado bastantes cambios e incorporaciones. Hemos reorganizado el *Capítulo 4: Medio ambiente abiótico,* y el *Capítulo 5: Suelos*, de la quinta edición, para formar dos nuevos capítulos: *Capítulo 4*: *Ambiente acuático* y *Capítulo 5: Ambiente terrestre*.

Hemos eliminado el *Capítulo 7: Descomponedores y Descomposición* de la quinta edición y hemos ubicado el material dentro de un capítulo ampliado que cubre la descomposición y la circulación de nutrientes (*Capítulo 21: Descomposición y circulación de nutrientes*), dentro de la *Séptima parte: Ecología del ecosistema.*

En la sexta edición, hemos agregado un nuevo capítulo a la *Cuarta parte: Poblaciones*, que presenta a los estudiantes el creciente campo de la ecología de las metapoblaciones (*Capítulo 12: Metapoblaciones*). Este nuevo capítulo repasa los modelos y conceptos básicos que son fundamentales para el estudio de las poblaciones fragmentadas, un tema cuya importancia va en aumento tanto para la ecología del paisaje (*Capítulo 19*), como para la ecología de la conservación (*Capítulo 28).* La incorporación de este nuevo tema, único en este libro de texto, complementa y completa la presentación de los temas más tradicionales de estructura, crecimiento y regulación de la población, en los *Capítulos* de *9* a *11*.

En la sexta edición hemos reorganizado y condensado el tema de la biogeografía, la explicación de la distribución de ecosistemas a gran escala, y los patrones de diversidad biológica. El material de los *Capítulos 25-29* se trató en tres capítulos más cortos dentro de la *Octava parte: Ecología biogeográfica, Capítulo 23*: *Ecosistemas terrestres, Capítulo 24*: *Ecosistemas acuáticos*, y *Capítulo 25*: *Transiciones tierra-agua* (ecosistemas costeros y humedales). El *Capítulo 26*: *Patrones a gran escala de diversidad biológica* cubre los materiales de la biodiversidad que tratados en el *Capítulo 24: Biogeografía y biodiversidad* de la quinta edición.

Además de los cambios en la organización y el contenido de los capítulos, la sexta edición incluye otras características novedosas. Cada uno de los nueve apartados comienza con una introducción de dos páginas. El objetivo de estas introducciones es doble: (1) Elaborar un esquema de los capítulos que contiene y (2) conectar los distintos niveles en los cuales los ecólogos observan y estudian los sistemas naturales.

Otra característica nueva de la sexta edición es la inclusión de catorce **Perfiles de investigadores** asociados a cada uno de los capítulos. Estos perfiles de los investigadores cumplen dos funciones. En primer lugar, presenta a los estudiantes a la nueva generación de ecólogos cuyos temas de investigación están directamente relacionados con los conceptos tratados en el capítulo. En segundo lugar, funcionan como estudios, lo que permite una presentación más detallada de los métodos, análisis y resultados. Cada perfil integra el trabajo de determinados de trabajos de investigación, que en conjunto tratan un tema de investigación más amplio. Aunque se están iniciando en su carrera, los trabajos incluidos en los perfiles de cada investigador representan las nuevas fronteras de la investigación ecológica.

Hemos reestructurado y ampliado el apartado **Cuantificando la ecología**, que ha formado parte del texto en ediciones anteriores. Aunque rica desde el punto de vista conceptual, la ecología es una ciencia cuantitativa. El apartado Cuantificando la ecología ahora sirve para proporcionar a los estudiantes una visión de cómo se cuantifican los conceptos tratados en los capítulos. En numerosos capítulos, los cuadros de Cuantificando la ecología se centraban en ayudar al lector en la interpretación de los gráficos, los modelos matemáticos, o los métodos cuantitativos presentados en el cuerpo principal del texto. Para obtener más ayuda, los estudiantes pueden utilizar nuestras nuevas actividades QUANTIFYit! y GRAPHit! en la página web (www.ecologyplace.com).

Además del apartado Cuantificando la ecología, hemos ampliado nuestra presentación de los modelos matemáticos básicos fundamentales para la comprensión de la dinámica de las poblaciones en el *Capítulo 10: Crecimiento poblacional,* el *Capítulo 11: Regulación intraespecífica de la población*, y el *Capítulo 14: Depredación.* El tratamiento previo de los temas de crecimiento exponencial, capacidad de carga, crecimiento logístico, y respuesta funcional de los depredadores se ha ampliado para así incluir a las actuales derivaciones de estos modelos. Al requerir sólo un conocimiento básico de álgebra, el objetivo de este nuevo material es desmitificar estos modelos al orientar al lector a través del desarrollo lógico de las ecuaciones, comenzando con los conceptos básicos sobre los cuales se construyen estos modelos.

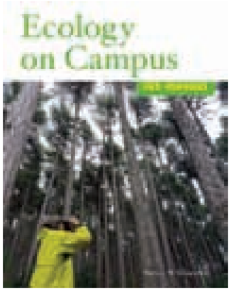
Aunque hemos fusionado la mayor parte de los temas relativos a las interacciones humanas con el ambiente natural, en la nueva *Novena parte: Ecología humana*, cada capítulo también contiene breves ensayos titulados **Cuestiones de ecología.** Al reemplazar a los anteriores Enfoques de ecología de la quinta edición, el objetivo de estos breves ensayos es relacionar los conceptos ecológicos básicos que se presentan dentro del capítulo con los temas ecológicos de actualidad que dependen de la comprensión de dichos conceptos básicos. En otras ocasiones, ponemos de manifiesto la aplicación de los conceptos ecológicos básicos en la gestión y la conservación de los sistemas naturales.

Nota de Robert Leo Smith

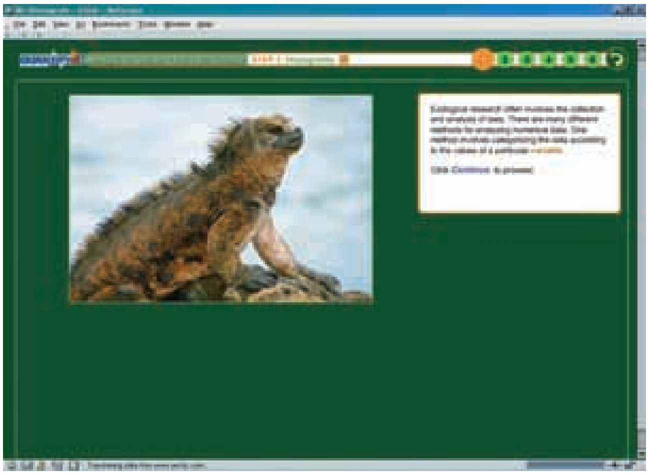
Los lectores notarán que el autor que encabeza la 6ª edición de *Ecología* ha pasado de Robert Leo Smith a Thomas M. Smith, el que anteriormente fuera el segundo autor. Durante más de 40 años, me he dedicado a dos textos de ecología: *Ecología y biología de campo* y *Ecología*. Aunque las bases fundamentales de la 6ª edición de *Ecología* siguen siendo las mismas que en previas ediciones, la ecología ha cambiado considerablemente a lo largo de los años. Ha llegado el momento de «pasar el testigo» a mi hijo, Tom. Aun antes de llegar a ser coautor en la 5ª edición, él había realizado considerables aportaciones a las ediciones anteriores. Con el paso de los años, literalmente creció junto con los textos. Las modificaciones más importantes en cuanto al contenido y a la organización de esta edición, el desarrollo de los Perfiles de investigadores y las nuevas cajas de Ecología cuantitativa reflejan sus frescas aportaciones al texto. Su familiaridad con la investigación ecológica actual, su investigación activa, sus años de viajes internacionales y su experiencia en la enseñanza de la ecología tanto en abarrotadas clases universitarias como en pequeños grupos de postgrado le han proporcionado una valiosa comprensión acerca de cómo hacer de la ecología una asignatura estimulante para los alumnos.

Materiales relacionados (Sitios web, material complementario, etc.)

- **Director de prensa** (0-8053-4834-4)
- **Guía para el profesor/banco de exámenes** (0-8053-4831-X)
- **Banco de exámenes computerizado** (0-8053-4833-6)
- **Transparencias de acetato** (0-8053-4832-8)
- **Sitio web complementario «El lugar de la ecología» *(Ecology Place)*** (www.ecologyplace.com)
- **Manual de laboratorio «Ecología en el campus» *(Ecology on Campus)*** (0-8053-8214-3)



- **Opciones para gestionar los cursos** (Todos los cursos CourseCompass™ y Blackboard ofrecen contenidos elaborados previamente, entre los que se incluyen exámenes, pruebas, entre otros.).



Agradecimientos

Ningún libro de texto es producto sólo del autor. El material de este libro representa el trabajo de cientos de investigadores del campo de la ecología que han pasado gran parte de su vida en el campo y en el laboratorio. Los resultados experimentales publicados por ellos, sus observaciones y su pensamiento conceptual constituyeron la materia prima con la que fue creado este texto. Nuestro especial reconocimiento y agradecimiento es también para los catorce ecólogos cuyas publicaciones ilustran los Perfiles de investigadores. Agradecemos enormemente su colaboración al proporcionarnos sus ilustraciones y fotografías.

La revisión de un libro de texto depende en gran medida de las aportaciones de los lectores, quienes nos señalan errores y oportunidades. Tomamos sus indicaciones con mucha seriedad y hemos incorporado la gran mayoría de ellas. Agradecemos profundamente a los siguientes revisores por sus valiosos comentarios y sugerencias acerca de cómo mejorar esta edición:

Peter Alpert, *University of Massachusetts*
John Anderson, *College of the Atlantic*
Morgan Barrows, *Saddleback College*
Christopher Beck, *Emory University*
Nancy Broshot, *Linfield College*
Evert Brown, *Casper College*
Mitchell Cruzan, *Portland State University*
Robert Curry, *Villanova University*
Richard Deslippe, *Texas Tech University*
Lauchlan Fraser, *University of Akron*
Sandi Gardner, *Triton College*
E. O. Garton, *University of Idaho*
Frank Gilliam, *Marshall University*
Brett Goodwin, *University of North Dakota*
Mark Gustafson, *Texas Lutheran University*
Greg Haenel, *Elon University*
William Hallahan, *Nazareth College*
Douglas Hallett, *Northern Arizona University*
Gregg Hartvigsen, *State University of New York en Geneseo*
Michael Heithaus, *Florida International University*
Jessica Hellman, *Nôtre Dame University*
Jason Hoeksema, *University of California en Santa Cruz*
Floyd Hayes, *Pacific Union College*
John Jahoda, *Bridgewater State University*
Stephen Johnson, *William Penn University*
Jeff Klahn, *University of Iowa*
Ned Knight, *Linfield College*
Frank Kuserk, *Moravian College*
Kate Lajtha, *Oregon State University*
Vic Landrum, *Washburn University*
Richard Lutz, *Rutgers University*
Richard MacMillen, *University of California en Irvine*
Ken Marion, *University of Alabama en Birmingham*
Deborah Marr, *Indiana University en South Bend*
Chris Migliaccio, *Miami Dade College*
Sherri Morris, *Bradley University*
Steve O'Kane, *University of Northern Iowa*
Matthew Parris, *University of Memphis*
Rick Relyea, *University of Pittsburgh*
Carol Rhodes, *College of San Mateo*
Eric Ribbens, *Western Illinois University*
Robin Richardson, *Winona State University*
Rowan Sage, *University of Toronto*
Thomas Sarro, *Mount Saint Mary College*
Maynard Schaus, *Virginia Wesleyan College*
Erik Scully, *Towson University*
Wendy Sera, *University of Maryland*
Mark Smith, *Chaffey College*
Paul Snelgrove, *Memorial University of Newfoundland*
Amy Sprinkle, *Jefferson Community College Southwest*
Barbara Shoplock, *Florida State University*
Christopher Swan, *University of Maryland*
Alessandro Tagliabue, *Stanford University*
Charles Trick, *University of Western Ontario*
Peter Turchin, *University of Connecticut*
Neal Voelz, *St. Cloud State University*
Joe von Fischer, *Colorado State University*
David Webster, *University of North Carolina en Wilmington*
Jake Weltzin, *University of Tennessee*

La publicación de un libro de texto moderno requiere del trabajo de varios editores para poder abarcar los ámbitos especializados de desarrollo, fotografía, diseño gráfico, ilustración, revisión y producción, por nombrar algunos. La supervisión de este equipo de especialistas estuvo en manos de una persona encargada de coordinarlo todo. Esa persona fue Alissa Anderson, editora asociada. Su esfuerzo, su organización y su efecto calmante durante el ritmo frenético de producción no sólo hicieron posible el proyecto en última instancia, sino que lo convirtieron en algo divertido. No existen palabras para expresar nuestro agradecimiento y respeto.

A lo largo de todo este tiempo, todas nuestras familias, y, en especial, nuestras esposas Nancy y Alice, tuvieron que sufrir el proceso de producción del libro. Su amor, comprensión y apoyo nos proporcionaron el entorno equilibrado que permite nuestro trabajo.

Thomas M. Smith
Robert Leo Smith

Primera parte | Introducción y antecedentes

Capítulo 1 Naturaleza de la ecología P. 4
Capítulo 2 Adaptación y evolución P. 17

La fotografía en color del amanecer de la tierra (*Earthrise*), tomada por el astronauta William A. Anders desde el Apolo 8 el 24 de diciembre de 1968, es una imagen impactante y elocuente. Un importante ecólogo la ha descrito acertadamente como «la fotografía ambiental más influyente que jamás se haya tomado». Inspirado en la fotografía, el economista Kenneth E. Boulding resumió la naturaleza finita de nuestro planeta tal como se comprueba en el contexto de la vasta expansión del espacio en su metáfora «nave espacial Tierra». Aquello que se había percibido a través de la historia de la humanidad como una frontera ilimitada, súbitamente se transformó en una esfera diminuta: limitada en sus recursos, atestada de una población humana en continua expansión y amenazada por nuestro uso de la atmósfera y de los océanos como depósitos de nuestros residuos de consumo.

Poco más de un año después, el 22 de abril de 1970, unos 20 millones de norteamericanos participaron en reuniones, manifestaciones y otras actividades medioambientales como parte del primer Día de la Tierra. *The New York Times* comentó el sorprendente aumento de concienciación por el medio ambiente, y afirmó que «una creciente preocupación por la crisis medioambiental se está extendiendo por los campus de la nación con una intensidad que podría llegar a eclipsar el descontento estudiantil acerca de la guerra de Vietnam». El núcleo de este movimiento social era la creencia de que era necesario redefinir nuestra relación con la naturaleza, y el campo de estudio en concreto que aportaría las directrices de esta nueva línea de acción fue la *ecología*.

Con el creciente movimiento medioambiental de finales de los 60 y comienzos de los 70, la ecología, con la

Fotografía del amanecer de la tierra tomada por el astronauta del *Apolo 8* William A. Anders el 24 de diciembre de 1968.

cual hasta entonces sólo se había familiarizado un pequeño número de académicos y biólogos aplicados, súbitamente pasó a un primer plano. Aclamada como una guía para la relación de los seres humanos con el medio ambiente, la ecología se transformó en una palabra familiar que apareció en periódicos, revistas y libros, aunque el término con frecuencia se utilizó incorrectamente. Aún hoy, la gente lo confunde con términos como *medio ambiente* y *ecologismo*. La ecología no es ninguno de los dos. El ecologismo es el activismo con el objetivo establecido de «mejorar» el medio ambiente. Este activismo a menudo toma la forma de programas de educación pública, de apoyo, legislación y tratados.

Entonces, ¿qué es la Ecología? La Ecología es una ciencia. De acuerdo con la definición habitual, **la Ecología es el estudio científico de la relación entre los organismos y su medio ambiente.** Esa definición es satisfactoria en tanto se consideren la relación y el medio ambiente en el sentido más amplio. Medio ambiente incluye no solamente las condiciones físicas sino también los componentes biológicos o vivos que constituyen el entorno de un organismo. La relación incluye interacciones con el mundo físico, así como también con miembros de la misma y de otras especies.

El término *ecología* proviene de las palabras griegas *oikos*, que significa «casa» y *logos*, que significa «estudio de». Tiene la misma raíz que *economía,* que significa «administración de la casa». Efectivamente, el zoólogo alemán Ernst Haeckel, quien en un principio acuñó el término *ecología* en 1866, hizo explícita referencia a esta relación cuando escribió:

> Entendemos por ecología el cuerpo del conocimiento referido a la economía de la naturaleza, la investigación de las relaciones totales del animal tanto a nivel inorgánico como orgánico. Incluye sobre todo, sus relaciones amistosas y no amistosas con aquellos animales y plantas con los cuales entra en contacto directa o indirectamente, en una palabra, la Ecología es el estudio de aquellas relaciones complejas a las que se refería Darwin como condiciones de lucha por la existencia.

Es importante el énfasis que le dio Haeckel a la relación de la ecología con las nuevas ideas revolucionarias presentadas en *El origen de las especies* de Darwin (1859). La teoría de la selección natural propuesta por Darwin (a la que Haeckel se refería como «la lucha por la existencia») es la piedra angular de la ciencia de la ecología. Provee un mecanismo que permite que el estudio de la ecología vaya más allá de las descripciones de la historia natural y examina los procesos que controlan la distribución y la abundancia de organismos.

Desde su aparición en los años 60 para desempeñar el papel intelectual central en el movimiento ecologista, la ciencia de la ecología ha sufrido una sorprendente transformación. No resulta llamativo que una disciplina científica, tan ampliamente definida en su alcance, produjera la aparición de una amplia variedad de subdisciplinas: desde la ecología fisiológica, que se ocupa del funcionamiento de los organismos individuales, hasta la perspectiva del medio ambiente terrestre como un sistema integrado que constituye la base de la ecología global. El objetivo de este texto es facilitar al lector una introducción y una perspectiva general de esta disciplina diversa, así como también un sentido de la importancia continua de la ciencia de la ecología como guía de las relaciones humanas con la naturaleza.

Comenzaremos nuestro estudio de la ecología en la Primera parte examinando en primer lugar la naturaleza de la ecología como ciencia (Capítulo 1: Naturaleza de la ecología) y su historia, alcance y relación con otras disciplinas. A continuación, centraremos nuestra atención en el tema de la adaptación y la selección natural (Capítulo 2: Adaptación y evolución), un concepto unificador que sentará las bases para relacionar los patrones y procesos que exploraremos en niveles jerárquicos del estudio ecológico: organismos, poblaciones, comunidades y ecosistemas.

Capítulo 1 | Naturaleza de la ecología

1.1 Los organismos interactúan con el medio ambiente en el contexto del ecosistema
1.2 Los componentes del ecosistema forman una jerarquía
1.3 La ecología tiene unas raíces complejas
1.4 La ecología tiene vínculos estrechos con otras disciplinas
1.5 Los ecólogos utilizan métodos científicos
1.6 Los experimentos pueden conducir a predicciones
1.7 La incertidumbre es una característica inherente a la ciencia
1.8 El individuo es la unidad básica de la ecología

Los organismos interactúan con su medio ambiente en muchos niveles. Las condiciones físicas que rodean a un organismo, como la temperatura ambiente, la humedad y la intensidad de la luz, influyen en los procesos fisiológicos básicos que son cruciales para la supervivencia y el crecimiento. El organismo debe procurar adquirir los recursos esenciales del medio ambiente que lo rodea y al hacerlo debe protegerse para no transformarse en alimento de otros organismos. Debe diferenciar un amigo de un enemigo, distinguiendo entre compañeros potenciales y posibles depredadores, todo ello en un intento de tener éxito en el objetivo final de todos los organismos vivos: pasar sus genes a las generaciones posteriores.

El medio ambiente en el cual cada organismo lleva a cabo su «lucha por la existencia» es un lugar, una localización física en el tiempo y en el espacio. Puede ser tan grande y estable como un océano o tan pequeño y transitorio como un charco en el suelo después de una lluvia de primavera. Este medio ambiente incluye tanto las condiciones físicas como la variedad de organismos que coexisten dentro de sus límites. Esta entidad es lo que los ecólogos denominan el ecosistema.

1.1 | Los organismos interactúan con el medio ambiente en el contexto del ecosistema

Los organismos interactúan con el medio ambiente dentro del contexto del **ecosistema**. La parte *eco* de la palabra se refiere al ambiente. La parte *sistema* implica que el ecosistema funciona como un conjunto de partes relacionadas formando una unidad. El motor de un automóvil es un ejemplo de un sistema; los componentes, como el sistema de encendido y la bomba de alimentación, funcionan juntos dentro de un contexto más amplio que es el motor. De forma similar, el ecosistema consta de componentes que interactúan funcionando como una unidad. En términos generales, el ecosistema está formado por dos componentes básicos que interactúan: el componente vivo, o **biótico** y el físico, o **abiótico.**

Tomemos como ejemplo un ecosistema natural, como un bosque (Figura 1.1). El componente físico (abiótico) del bosque consta de la atmósfera, el clima, el suelo y el agua. El componente biótico incluye muchos organismos diferentes, plantas, animales y microorganismos, que habitan el bosque. Las relaciones son complejas dado que cada organismo no sólo responde al ambiente físico sino que también lo modifica y, al hacerlo, se transforma en parte del mismo ambiente. Los árboles de la cubierta vegetal de un bosque interceptan la luz solar y utilizan su energía

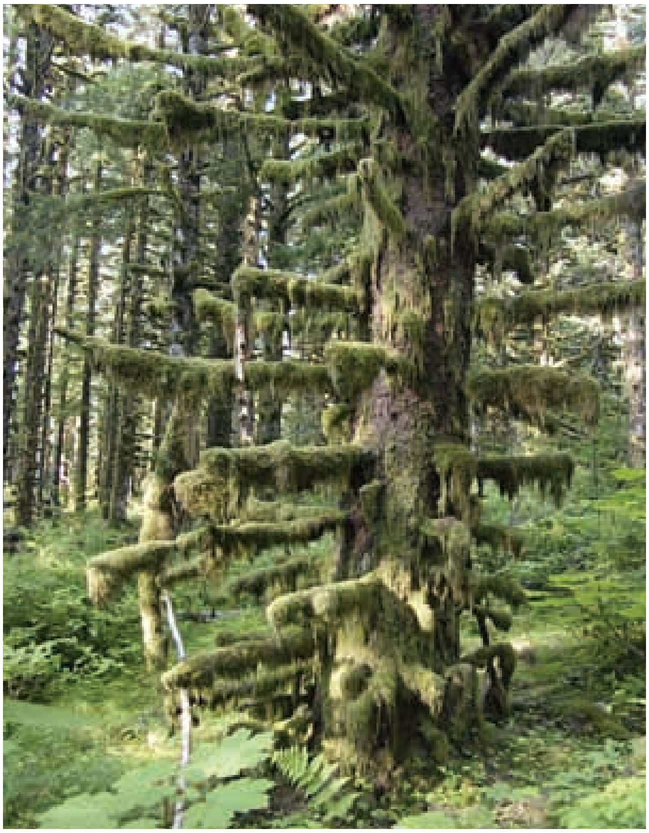


Figura 1.1 | El interior de un ecosistema forestal en la costa del sudeste de Alaska. Obsérvese la estructura vertical dentro de este bosque. Los árboles picea de sitka (*Picea sitchensis*) forman una bóveda que intercepta la luz directa del sol y varias especies de musgos cubren la superficie de las ramas muertas que se extienden desde la bóveda al suelo. Una variedad de arbustos y especies de plantas herbáceas forman el sotobosque y otra capa de musgos cubre el suelo del bosque, teniendo acceso a los nutrientes que suministran la comunidad de bacterias y hongos que funcionan como descomponedores en la superficie del suelo. Además, este bosque es el hogar de una amplia variedad de animales vertebrados e invertebrados, entre los que se incluyen especies de mayor tamaño como el águila calva, el ciervo de cola negra, y el oso pardo de Alaska.

para desarrollar el proceso de la fotosíntesis. Al hacerlo, los árboles modifican el medio ambiente de las plantas que están por debajo de ellos, al reducir la luz solar y bajar la temperatura del aire. Los pájaros que buscan insectos en la capa del suelo cubierta de hojas caídas reducen la cantidad de insectos y modifican el medio ambiente para otros organismos que dependen de este recurso alimenticio compartido. Al reducir las poblaciones de insectos de los cuales se alimentan, las aves también influyen indirectamente sobre las interacciones entre diferentes especies de insectos que habitan el suelo de la selva. Exploraremos estas complejas interacciones entre los ambientes vivo y físico con mayor detalle en los siguientes capítulos.

1.2 | Los componentes del ecosistema forman una jerarquía

Los diversos tipos de organismos que habitan nuestros bosques forman poblaciones. El término *población* tiene muchos usos y significados en otras disciplinas. En ecología, una **población** es un grupo de individuos de la misma especie que ocupa una zona determinada. Las poblaciones de plantas y animales del ecosistema no funcionan de forma independiente unas de otras. Algunas poblaciones compiten con otras poblaciones por recursos limitados, como comida, agua o espacio. En otros casos, una población es el recurso alimenticio de otra. Dos poblaciones pueden beneficiarse mutuamente, cada una de ellas funcionando mejor en presencia de la otra. Todas las poblaciones de diferentes especies que viven e interactúan dentro de un ecosistema se denominan colectivamente **comunidad**.

Ahora podemos ver que el ecosistema, formado por la comunidad biótica y el medio ambiente físico, tiene muchos niveles. En un primer nivel, los organismos individuales, que incluyen a los seres humanos, responden al medio ambiente físico e influyen sobre él. En el siguiente nivel, los individuos de la misma especie forman poblaciones, tal como una población de robles blancos o de ardillas grises del bosque, que pueden describirse en términos de cantidad, tasa de crecimiento y distribución por edades. Además, los individuos de estas poblaciones interactúan entre sí y con los individuos de otras especies para formar una comunidad. Los herbívoros consumen plantas, los depredadores se alimentan de sus presas, y los individuos compiten por recursos limitados. Cuando los individuos mueren, otros organismos consumen y destruyen sus restos, reciclando los nutrientes contenidos en su tejido muerto nuevamente en el suelo. La ecología es el estudio de todas estas relaciones, la red completa de interacciones entre los organismos y su medio ambiente.

1.3 | La ecología tiene unas raíces complejas

La genealogía de la mayoría de las ciencias es directa. Es relativamente fácil rastrear las raíces de las matemáticas, de la química y de la física. La ciencia de la ecología es diferente. Sus raíces son complejas y están entretejidas con una amplia variedad de adelantos científicos que han tenido lugar en otras disciplinas dentro de las ciencias biológicas y físicas. Aunque el término *ecología* no apareció hasta mediados del siglo XIX, haciendo falta otro siglo para incorporarse al lenguaje, la idea de ecología es mucho más antigua.

Se podría argumentar que la ecología se remonta al antiguo erudito griego Teofrasto, amigo de Aristóteles, quien escribió acerca de las relaciones entre los organismos y el medio ambiente. Por otra parte, la ecología tal y como la conocemos hoy en día tiene sus primeras raíces en la geografía de las plantas y en la historia natural.

A comienzos del siglo XIX, los botánicos empezaron a explorar y a trazar un mapa de la vegetación del mundo. Los primeros geógrafos de plantas como Carl Ludwig Willdenow (1765-1812) y Friedrich Heinrich Alexander von Humboldt (1769-1859) señalaron que las regiones del mundo con climas similares tenían vegetación similar en su forma, aunque las especies eran diferentes. El reconocimiento de que la forma y la función de las plantas dentro de una región reflejaban las constricciones impuestas por el medio ambiente físico abrió el camino a una nueva generación de científicos que exploraron la relación entre la biología y la geografía de las plantas (véase la Octava parte).

En esta nueva generación de científicos estaba Johannes Warming (1841-1924) de la Universidad de Copenhague quien estudió la vegetación tropical de Brasil. Escribió el primer texto sobre ecología de las plantas, *Plantesamfund*. En este libro, Warming integró la morfología, fisiología, taxonomía y biogeografía de las plantas en un todo coherente. Este libro tuvo una tremenda influencia en el desarrollo temprano de la ecología.

Mientras tanto, algunas actividades realizadas en otras áreas de la historia natural estaban asumiendo un importante papel. Cuando estaba desarrollando su teoría de la evolución y el origen de las especies, Charles Darwin (véase el Capítulo 2) encontró los escritos de Thomas Malthus (1766-1834). Malthus, un economista, presentó el principio de que las poblaciones crecían en progresión geométrica, duplicándose a intervalos regulares hasta que sobrepasaban los recursos alimenticios. Finalmente, la población se vería restringida por una «fuerza poderosa, de efecto constante, como la enfermedad y la muerte prematura». A partir de este concepto, Darwin desarrolló la idea de la «selección natural» como mecanismo que guía la evolución de nuevas especies (véase el Capítulo 2).

Por aquel entonces, un monje austriaco desconocido para Darwin, Gregor Mendel (1822-1884), estudiaba en su jardín la transmisión de las características de una generación de plantas de guisantes a otra (véase el Capítulo 2). El trabajo de Mendel acerca de la herencia y el trabajo de Darwin acerca de la selección natural sentaron las bases del estudio de la evolución y la adaptación, el campo de **la genética de poblaciones**.

La teoría de la selección natural de Darwin, combinada con la nueva comprensión de la genética, los medios por los cuales se transmiten las características de una generación a la siguiente, brindaron los mecanismos para comprender la relación entre los organismos y su medio ambiente: el punto central de la ecología.

Los primeros ecólogos, en especial los ecólogos vegetales, estaban ocupados en la observación de los patrones de los organismos en la naturaleza, intentando comprender cómo se forman y se mantienen tales patrones por interacciones con el medio ambiente físico. Algunos, especialmente Frederic E. Clements, buscaron algún sistema para organizar la naturaleza. Propuso que la comunidad de plantas se comporta como un organismo complejo o súper organismo que crece y se desarrolla a través de ciclos hasta una etapa de madurez o clímax (véase el Capítulo 18). Su idea fue aceptada y desarrollada por otros ecólogos. Sin embargo, algunos ecólogos como Arthur G. Tansley (1871-1955) no compartieron este punto de vista. En su lugar propuso un concepto ecológico holístico e integrado que combinaba a los organismos vivientes y su medio ambiente físico en un sistema, al cual denominó ecosistema (véase el Capítulo 20).

Mientras que los primeros ecólogos vegetales estaban especialmente preocupados por la vegetación terrestre, un grupo de biólogos europeos estaba interesado en la relación entre plantas y animales acuáticos y su medio ambiente. Propusieron ideas acerca de los niveles de reciclado de nutrientes orgánicos y de alimentación, usando los términos *productores* y *consumidores*. Su trabajo tuvo influencia sobre un joven limnólogo, Raymond A. Lindeman, de la Universidad de Minnesota. Lindeman trazó relaciones de «disponibilidad de energía» en una comunidad lacustre. Junto con los escritos de Tansley, el artículo de Lindeman «The Trophic-Dynamic Aspects of Ecology» (Los aspectos trófico-dinámicos de la ecología) escrito en 1942, señaló el comienzo de la **ecología de los ecosistemas**, o el estudio de todos los sistemas vivos.

La ecología animal inicialmente se desarrolló de forma muy independiente a los desarrollos tempranos de la ecología vegetal. Los comienzos de la ecología animal pueden remontarse a dos europeos. R. Hesse, de Alemania y Charles Elton, de Inglaterra. *Animal Ecology* de Elton (1927) y *Tiergeographie auf logischer grundlage* (1924) de Hesse, traducida al inglés como *Ecological Animal Geography*, influyeron en el desarrollo de la ecología animal en Estados Unidos. Charles Adams y Victor Shelford fueron dos pioneros en ecología animal en EE.UU. Adams publicó el primer libro sobre ecología animal, *A Guide to the Study of Animal Ecology* (1913). Shelford escribió *Animal Communities in Temperate America* (1913).

Shelford imprimió un nuevo rumbo a la ecología al hacer hincapié en la interrelación entre plantas y animales. La ecología se convirtió en una ciencia de comunidades. Algunos ecólogos europeos anteriores, en especial el biólogo marino Karl Möbius, habían desarrollado el concepto general de comunidad. En su ensayo *Un banco de ostras es una biocenosis* (1877), Möbius explicó que el banco de ostras, aunque estaba dominado por un único animal, en realidad era una comunidad compleja con muchos organismos interdependientes. Propuso la palabra *biocenosis* para tal comunidad. La palabra proviene del griego y significa *vida que tiene algo en común*.

La aparición en 1949 de los enciclopédicos *Principles of Animal Ecology* por cinco miembros de la segunda generación de ecólogos de la Universidad de Chicago (W. C. Allee, A. E. Emerson, Thomas Park, Orlando Park y K. P. Schmidt) señalaron el rumbo que debía tomar la ecología moderna. En éste se enfatizaban las relaciones de alimentación y los presupuestos de energía, la dinámica poblacional y la selección y evolución naturales.

Los escritos del economista Thomas Malthus que tuvieron tanta influencia en el desarrollo de las ideas de Darwin acerca del origen de las especies, también estimularon el estudio de las poblaciones naturales. El estudio de las poblaciones a comienzos del siglo XX se dividió en dos campos. Uno de ellos, la **ecología de poblaciones,** se ocupa del crecimiento (incluye tasas de natalidad y de mortalidad), fluctuación, dispersión e interacciones de la población. El otro, la **ecología evolutiva**, se ocupa de la selección natural y de la evolución de las poblaciones. Muy relacionada con la ecología de poblaciones y la ecología evolutiva está la **ecología de comunidades,** que se ocupa de las interacciones entre las especies. Uno de los objetivos más importantes de la ecología de comunidades es entender el origen, el mantenimiento y las consecuencias de la diversidad dentro de comunidades ecológicas.

Al mismo tiempo, surgió la **ecología fisiológica.** Se ocupa de las respuestas de cada organismo a la temperatura, humedad, luz y otras condiciones ambientales.

Las observaciones de la historia natural también generaron la **ecología del comportamiento.** Los estudios del comportamiento del siglo XIX incluyeron estudios de las hormigas por William Wheeler y de los monos sudamericanos por Charles Carpenter. Más tarde, Konrad Lorenz y Niko Tinbergen dieron un fuerte impulso al campo con sus estudios pioneros acerca del papel del troquelado y el instinto en la vida social de los animales, particularmente peces y aves.

Con el progreso de la biología, de la física y de la química en la última parte del siglo XX, surgieron nuevas áreas de estudio en ecología. El desarrollo de la fotografía aérea, y más tarde el lanzamiento de satélites en el programa espacial de EE.UU., brindó a los científicos una nueva perspectiva de la superficie de la tierra mediante el uso de datos recogidos por teledetección. Los ecólogos comenzaron a explorar los procesos espaciales que relacionaban comunidades y ecosistemas adyacentes a través de un campo surgido recientemente, la **ecología del paisaje**. Una nueva apreciación del impacto producido por el cambio del uso de la tierra en los ecosistemas naturales condujo al desarrollo de la **ecología de la conservación**, que aplica principios de muchos campos diferentes, desde la ecología a la economía y la sociología, para el mantenimiento de la diversidad biológica. La aplicación de los principios de desarrollo y función de los ecosistemas en la gestión de tierras dañadas ha dado origen a la **ecología de la restauración**. Por otra parte, la comprensión de la tierra como sistema es enfoque de la disciplina más reciente del estudio ecológico: la **ecología global.**

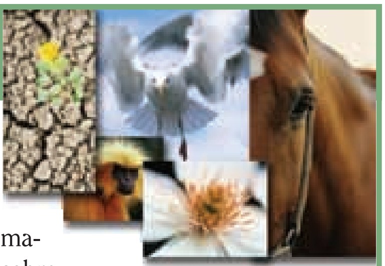
1.4 | La ecología tiene vínculos estrechos con otras disciplinas

Las complejas interacciones que tienen lugar dentro del ecosistema conllevan todo tipo de procesos físicos y biológicos. Para estudiar estas interacciones, los ecólogos tienen que recurrir a otras ciencias. Esta dependencia hace de la ecología una ciencia interdisciplinaria.

Aunque en los capítulos siguientes exploraremos temas que normalmente son materias de disciplinas como la bioquímica, la fisiología y la genética, lo hacemos solamente para entender la interacción de los organismos con su medio ambiente. El estudio de cómo las plantas toman el dióxido de carbono y pierden agua (véase el Capítulo 6), por ejemplo, pertenece a la fisiología vegetal. La ecología estudia de qué forma estos procesos responden a variaciones en las precipitaciones y en la temperatura. Esta información es crucial para comprender la distribución y abundancia de las poblaciones de plantas y la estructura y función de los ecosistemas sobre de la tierra. De forma similar, debemos recurrir a muchas de las ciencias físicas, como la geología, la hidrología y la meteorología. Nos ayudarán a registrar otras formas de interacción entre los organismos y su ambiente. Por ejemplo, cuando las plantas toman agua, influyen sobre la humedad del suelo y los patrones de flujo de las aguas superficiales. Cuando liberan agua, aumentan el contenido de agua de la atmósfera e influyen sobre los patrones regionales de precipitación. La geología de un zona influye en la disponibilidad de nutrientes y agua para el crecimiento de las plantas. En cada ejemplo, otras disciplinas científicas son cruciales para comprender cómo los organismos individuales responden a su ambiente y lo modifican.

Al hacer la transición del siglo XX al siglo XXI, la ecología ha traspasado una frontera que requiere ampliar nuestra visión de la ecología para incluir el papel dominante de los seres humanos sobre la naturaleza. Entre los muchos problemas ambientales a los que se enfrenta la humanidad, pueden identificarse cuatro principales ámbitos amplios e interrelacionados: el crecimiento de la población humana, la diversidad biológica, la sostenibilidad y el cambio climático global. Dado que la población humana creció desde aproximadamente 500 millones a más de 6.000 millones en los últimos dos siglos, los cambios drásticos en el uso del suelo alteraron la superficie de la tierra. La tala de bosques para la agricultura ha destruido muchos hábitats naturales, produciendo una tasa de extinción de especies sin precedentes en la historia de la tierra. Además, la población humana en expansión está explotando los recursos naturales hasta niveles insostenibles. Debido a la creciente demanda de energía de combustibles fósiles requeridos para sostener el crecimiento económico, la química de la atmósfera está cambiando a formas que pueden alterar el clima de la tierra. Estos problemas ambientales son de na-

Cuestiones de ecología | ***El factor humano***



Existe una tendencia por la cual los ecólogos distinguen entre la ciencia básica de la ecología (el estudio de la interacción de los organismos con su medio ambiente) y la aplicación de la ecología para comprender las interacciones humanas con el medio ambiente. La primera normalmente se asocia con el estudio del «mundo natural», el ambiente aparte de los seres humanos, mientras que la última se ocupa de los efectos de las actividades humanas sobre el medio natural. Esta distinción se extiende a las revistas profesionales en las cuales se informa sobre los resultados de las investigaciones. Los estudios del mundo natural se publican en revistas como *Ecology* (Ecología) de la Sociedad Ecológica de EE.UU y *Journal of Ecology* (Diario de ecología) de la Sociedad Ecológica Británica, mientras que la influencia de las actividades humanas sobre el medio ambiente aparece en *Ecological Applications* (Aplicaciones ecológicas) de la Sociedad Ecológica de EE.UU y *Journal of Applied Ecology* (Diario de ecología aplicada) de la Sociedad Ecológica Británica. Sin embargo, esta distinción tradicional resulta cada vez más difícil de mantener, tanto en la teoría como en la práctica. Dado que esta distinción se vuelve difusa, los ecólogos tienen que ampliar la propia definición de lo que constituye el «mundo natural».

Nuestra especie tiene una influencia cada vez mayor sobre el medio ambiente de la tierra. La población humana actualmente excede los seis mil millones y, como nuestra población, nuestro impacto colectivo sobre el medio ambiente del planeta continúa creciendo. Usamos más del 50 por ciento de los recursos de agua dulce y nuestras actividades han transformado entre el 30 y el 40 por ciento de la superficie terrestre para producir alimento, combustible y fibras (vea el Capítulo 27). Aunque la contaminación aérea ha sido durante mucho tiempo una preocupación, los cambios en la atmósfera producidos por la combustión de combustibles fósiles actualmente puede cambiar el clima de la tierra (véase el Capítulo 29).

En su libro de 1989, *The End of Nature* el ecólogo Hill McKibben declaraba el fin de la naturaleza. El tema central de su declaración fue que los seres humanos habían alterado de tal forma el medio ambiente de la tierra que la naturaleza, «la provincia alejada y salvaje, el mundo aparte del hombre», ya no existía. Aunque muchos de nosotros podemos no estar de acuerdo con McKibben, resulta cada vez más difícil estudiar el mundo natural sin considerar la influencia de las actividades humanas, pasadas y presentes, sobre los sistemas ecológicos que son el centro de nuestra investigación. Por ejemplo, los bosques del este de Norteamérica fueron talados para el asentamiento y la producción agrícola (cereales y/o pastos) en la última parte del siglo XIX. Muchas de estas tierras no fueron abandonadas hasta los años 30 y 40, cuando la producción agrícola se trasladó hacia el Oeste, permitiendo la reforestación (crecimiento de los bosques) en el este de Norteamérica. Los ecólogos no pueden estudiar estos ecosistemas sin considerar explícitamente su historia. No podemos comprender la distribución y abundancia de las especies de árboles de toda la región sin comprender los patrones pasados de utilización de los suelos. No podemos estudiar la circulación de nutrientes en las cuencas hídricas arboladas sin comprender la velocidad a la cual el nitrógeno y otros nutrientes son depositados por los contaminantes atmosféricos (véase el Capítulo 22). Tampoco podemos comprender las causas del declive de la población de especies de aves que habitan los bosques del este de Norteamérica sin comprender cómo la fragmentación de las tierras arboladas del desarrollo rural y urbano ha restringido los patrones de movimiento, la susceptibilidad a la depredación y la disponibilidad del hábitat. Algunos de los principales problemas a los que se enfrentan actualmente los ecólogos están directamente relacionados con los efectos potenciales de las actividades humanas en los ecosistemas terrestre y acuático y con la diversidad de la vida que soportan. A lo largo de todo el texto señalaremos estas cuestiones y temas en Cuestiones de ecología con el fin de ilustrar la importancia de la ciencia de la ecología para comprender mejor las relaciones humanas con el medio ambiente: un ambiente del cual constituimos parte. ●

1. ¿Cómo definiría la naturaleza? ¿Su definición incluye a la especie humana? ¿Por qué?
2. ¿Cuál consideraría que es el problema ambiental más importante de su tiempo? ¿Qué papel podría desempeñar la ciencia de la ecología (tal y como usted la conoce) para ayudarnos a comprender este problema?

turaleza ecológica, y la ciencia de la ecología es esencial para comprender sus causas e identificar los medios para mitigar sus impactos (Véase Cuestiones de ecología: El factor humano y la Novena parte: Ecología humana). Sin embargo, afrontar estos problemas requiere un marco interdisciplinario más amplio para comprender mejor sus dimensiones histórica, social, legal, política y ética. Ese marco más amplio se conoce como ciencia del medio ambiente. La ciencia del medio ambiente examina el impacto del ser humano sobre el medio ambiente natural y como tal comprende una amplia variedad de temas que incluyen agronomía, edafología, demografía, agricultura, energía e hidrología, por nombrar algunos.

1.5 | Los ecólogos utilizan métodos científicos

Para investigar la relación de los organismos con su medio ambiente, los ecólogos deben llevar a cabo estudios experimentales en el laboratorio y en el campo. Todos estos estudios tienen algo en común, implican la recopilación de datos para demostrar hipótesis (véase Cuantificando la ecología 1.1: Clasificación de datos ecológicos). Una **hipótesis** es la «suposición fundamentada» que un científico presenta para explicar un fenómeno observado; debería ser una afirmación de causa y efecto capaz de evaluarse. Una hipótesis puede basarse en la observación en el campo o en el laboratorio o en investigaciones previas.

Por ejemplo, un ecólogo podría plantear la hipótesis de que la disponibilidad del nitrógeno como nutriente es el principal factor que limita el crecimiento y la producción de las plantas en las praderas de Norteamérica. Para demostrar esta hipótesis, el ecólogo puede reunir datos en varias formas. El primer enfoque podría ser un estudio de campo. El ecólogo examinaría la relación entre el nitrógeno disponible y la producción de la pradera en un cierto número de localidades. Ambos factores varían en función del suelo. Si el nitrógeno controla la producción de la pradera, la producción debería aumentar con el nitrógeno. El ecólogo mediría la disponibilidad de nitrógeno y la producción de la pradera en determinados lugares de la región. Posteriormente, la relación entre estas dos variables, nitrógeno y producción, podría expresarse gráficamente (véase Cuantificando la ecología 1.2: Visualización de datos ecológicos: histogramas y gráficos de dispersión).

Cuantificando la ecología 1.1 | *Clasificación de datos ecológicos*

Todos los estudios ecológicos implican recopilar datos (observaciones y medidas en función de las cuales se pueden proponer hipótesis y extraerse conclusiones acerca de una población). El uso del término *población* en este contexto se refiere a una población estadística. Es muy improbable que un investigador pueda reunir observaciones sobre todos los miembros de una población total, así que la parte de la población que realmente es observada se denomina muestra. En función de los datos de esta muestra el investigador extraerá sus conclusiones acerca de la población en general. Sin embargo, no todos los datos son del mismo tipo y el tipo de datos recogidos en un estudio influye directamente sobre la forma de presentación, los tipos de análisis que pueden efectuarse y las interpretaciones que pueden realizarse.

A un nivel general, los datos pueden clasificarse como (1) categóricos o (2) numéricos. Los datos categóricos son observaciones *cualitativas* que se dividen en categorías separadas y fácilmente distinguibles. Los datos resultantes son etiquetas o categorías, como el color del pelo o las plumas, el sexo o el estado reproductor (pre-reproductor, reproductor, post-reproductor). Los datos categóricos pueden subdividirse a su vez en dos tipos: nominales y ordinales. Los datos nominales son datos categóricos en los cuales los objetos se dividen en categorías no ordenadas, como los ejemplos previos del color del pelo o el sexo. Por el contrario, los datos ordinales son datos categóricos en los cuales el orden es importante, como el ejemplo del estado reproductor. En el caso especial en el cual sólo existen dos categorías, como en el caso de la presencia o ausencia de un rasgo, los datos categóricos se llaman binarios. Tanto los datos nominales como los ordinales pueden ser binarios.

Con los datos numéricos, los objetos pueden «medirse» en función de ciertos rasgos *cuantitativos*. Los datos resultantes son un conjunto de números, como altura, longitud o peso. Los datos numéricos pueden subdividirse en dos tipos: discretos y continuos. Para los datos discretos son posibles solamente ciertos valores, como números enteros o recuentos. Algunos ejemplos son el número de descendientes, la cantidad de semillas producidas por una planta o el número de visitas a una flor por parte de un colibrí durante el transcurso de un día. Con los datos continuos, teóricamente, es posible cualquier valor dentro de un intervalo, solamente limitado por la capacidad del dispositivo de medida. Ejemplos de este tipo de datos incluyen la altura, el peso o la concentración. ●

1. ¿Qué tipo de datos representa el nitrógeno disponible variable (eje x) en la Fig. 1.2?
2. ¿Cómo podría usted transformar esta variable (nitrógeno disponible) en datos categóricos? ¿Se consideraría ordinal o nominal?

Cuantificando la ecología 1.2 | *Visualización de datos ecológicos: histogramas y gráficos de dispersión*

Cualquiera que sea el tipo de datos que recoge un observador (véase Cuantificando la ecología 1.1), el proceso de interpretación generalmente comienza con la visualización gráfica del conjunto de observaciones. El método más común para visualizar un único conjunto de datos es elaborando una distribución de frecuencias. Una distribución de frecuencias es un recuento de la cantidad de observaciones (frecuencia) con una puntuación o valor determinados. Por ejemplo, consideremos el siguiente conjunto de observaciones relativas al color de la flor en una muestra de 100 plantas de guisante.

Color de la flor	Violeta	Rosa	Blanco
Frecuencia	50	35	15

Estos datos son categóricos y nominales, ya que las categorías no tienen un orden inherente.

Las distribuciones de frecuencia también se utilizan para presentar datos continuos. El siguiente conjunto de datos continuos representa la longitud del cuerpo (en centímetros) de 20 peces luna tomados como muestra de un estanque.

8,83; 9,25; 8,77; 10,38; 9,31; 8,92; 10,22; 7,95; 9,74; 9,51; 9,66; 10,42; 10,35; 8,82; 9,45; 7,84; 11,24; 11,06; 9,84; 10,75

Con datos continuos, la frecuencia de cada valor a menudo es un único caso, ya que es improbable que varias medidas sean exactamente iguales. Por lo tanto, los datos continuos normalmente se agrupan en categorías discretas, y cada categoría representa un rango definido de valores. Cada categoría no debe superponerse a otra de manera que cada observación pertenezca solamente a una categoría. Por ejemplo, los datos de longitud corporal podrían agruparse en categorías discretas de la siguiente forma:

Longitud corporal (intervalos, cm)	Número de individuos
7,00-7,99	2
8,00-8,99	4
9,00-9,99	7
10,00-10,99	5
11,00-11,99	2

Una vez que las observaciones se han agrupado en categorías, la distribución de frecuencias resultante puede visualizarse como un histograma (tipo de gráfico de barras) (Figura 1a). El eje *x* representa los intervalos discretos de la longitud del cuerpo y el eje *y* representa el número de individuos cuya longitud corporal pertenece a cada uno de los intervalos.

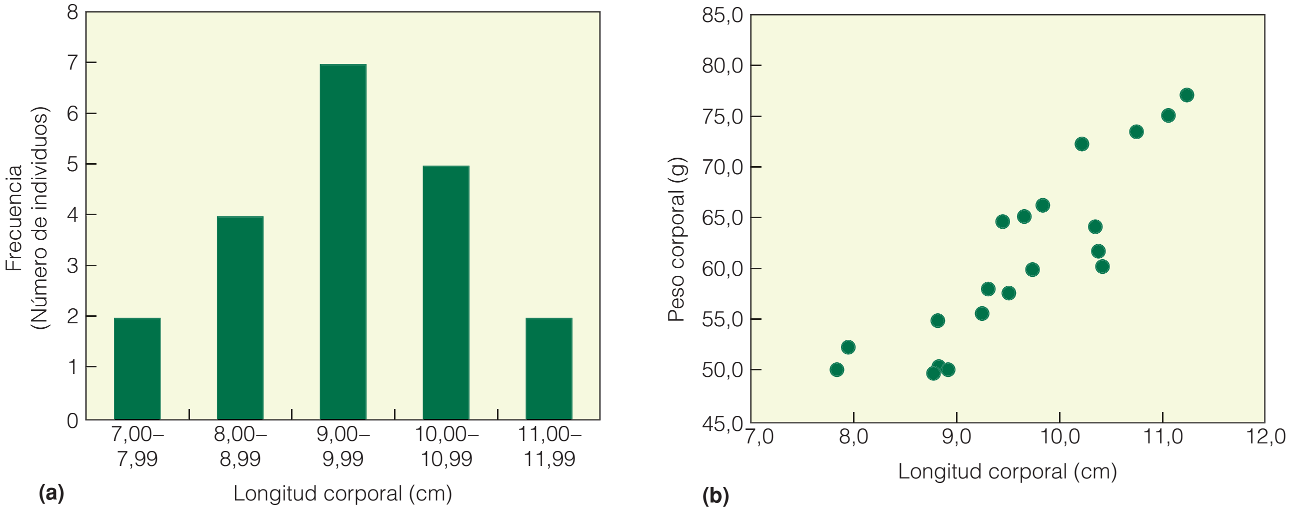


Figura 1: | **(a)** Ejemplo de un histograma que especifica el número de individuos que pertenecen a diferentes categorías de longitud corporal de una muestra tomada de una población de peces luna. **(b)** Gráfico de dispersión que especifica la longitud corporal (eje *x*) y el peso corporal (eje *y*) para la muestra de peces luna presentada en (a).

Efectivamente, los datos continuos se han transformado en datos categóricos a efectos de su visualización gráfica. A menos que existan razones previas para definir categorías, la definición de los intervalos forma parte del proceso de interpretación de datos: la búsqueda de un patrón. Por ejemplo, ¿cómo cambiaría el patrón representado en el histograma en la Figura 1a si los intervalos fueran en unidades de 1 pero comenzaran con 7,50 (7,50-8,49, 8,50-9,49, etc.)?

Sin embargo, con frecuencia el investigador examina la relación entre dos variables o conjuntos de observaciones. Cuando ambas variables son numéricas, el método más común de visualizar gráficamente los datos es mediante un **gráfico de dispersión**. Un gráfico de dispersión se construye definiendo dos ejes (*x* e *y*), cada uno de los cuales representa una de las dos variables examinadas. Por ejemplo, supongamos que el investigador que recogió observaciones acerca de la longitud corporal de los peces luna pescados en el estanque también midiera su peso en gramos. El investigador podría estar interesado en saber si existe una relación entre la longitud y el peso corporal del pez luna.

En este ejemplo, la longitud corporal sería el eje *x*, o variable independiente (Apartado 1.5) y el peso corporal sería el eje *y*, o variable dependiente. Una vez que se definen los dos ejes, cada individuo (pez luna) puede dibujarse como un punto en el gráfico, definiéndose la posición de dicho punto por sus valores respectivos de longitud y peso corporal (Figura 1b).

Los gráficos de dispersión pueden describirse como pertenecientes a uno de tres patrones generales representados por los tres gráficos de la Figura 2. En el gráfico (a), hay una tendencia general a que la *y* aumente con valores crecientes de *x*. En este caso, la relación entre *x* e *y* se denomina positiva (como con el ejemplo de la longitud corporal y el peso del pez luna). En el gráfico (b), el patrón se invierte e *y* disminuye con los valores crecientes de *x*. En este caso, la relación entre *x* e *y* se denomina negativa o inversa. En el gráfico (c), no hay una relación aparente entre *x* e *y*.

Se presentan a lo largo del texto muchos tipos de gráficos, pero la mayoría serán histogramas y gráficos de dispersión. Sin importar el tipo de gráfico que se muestre, deberá formularse las mismas preguntas indicadas a continuación para ayudarle a interpretar los resultados. Revise este grupo de preguntas aplicándolas a los gráficos de la Figura 1. ¿Qué observa? ●

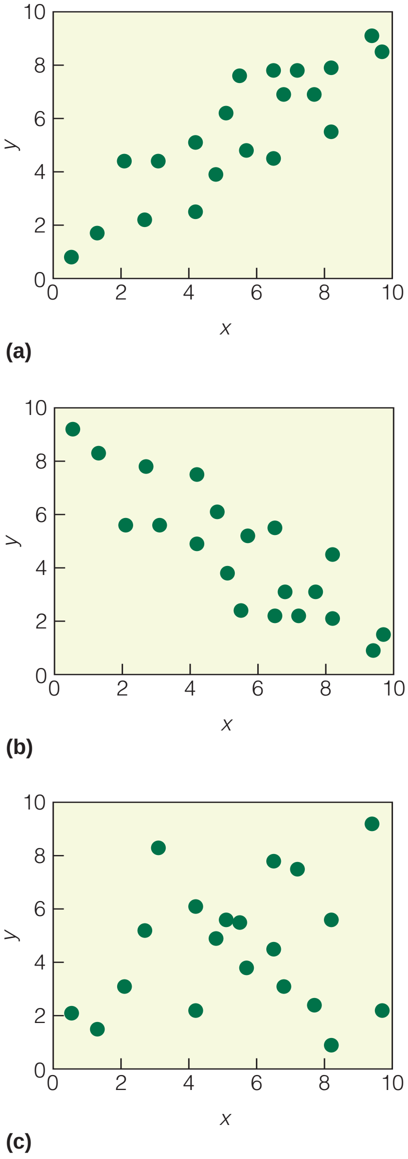


Figura 2: | Tres patrones generales de gráficos de dispersión.

1. ¿Qué tipo de datos representan las observaciones?

2. ¿Qué variables representa cada uno de los ejes y cuáles son sus unidades (cm, g, color, etc.)?

3. ¿Cómo varían los valores de *y* (variable dependiente) con los valores de *x* (variable independiente)?

Vaya a GRAPHit! y QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para profundizar más sobre cómo visualizar gráficamente los datos.

Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para trabajar con histogramas y gráficos de dispersión.

El gráfico de la Figura 1.2 muestra la disponibilidad de nitrógeno en el eje horizontal o x y la producción de la planta en el eje vertical o y. La razón de esta disposición es importante. El científico supone que el nitrógeno es la causa y la producción de la planta es el efecto. Debido a que el nitrógeno (x) es la causa, nos referimos a ésta como la variable independiente. Dado que la hipótesis es que la producción de la planta (y) se ve influida por la disponibilidad de nitrógeno, nos referimos a ésta como la variable dependiente. (Vaya al GRAPHit! en **www.ecologyplace.com** si desea consultar un tutorial para leer e interpretar gráficos).

Al examinar las observaciones agrupadas en la Figura 1.2, queda claro que la producción de la hierba efectivamente aumenta con la creciente disponibilidad de nitrógeno en el suelo. Sin embargo, aunque los datos sugieren que el nitrógeno controla la producción de las praderas, no lo demuestran. Podría ocurrir que otro factor determinado que varía con la disponibilidad de nitrógeno, como la humedad o la acidez, sea realmente el responsable de la relación observada. Para demostrar la hipótesis de una segunda forma, el científico puede decidir llevar a cabo un experimento. En el diseño del experimento, el científico intentará aislar el agente presuntamente causal: en este caso, la disponibilidad de nitrógeno.

El científico podría decidirse por un experimento de campo, agregando nitrógeno a ciertos sitios naturales y no a otros (Figura 1.3). El investigador controla la variable independiente (niveles de nitrógeno) de una forma predeterminada y controla la respuesta de la variable dependiente (crecimiento de las plantas). Al observar las diferencias de producción entre las praderas que fueron fertilizadas con nitrógeno y aquellas que no lo fueron, el científico trata de demostrar si el nitrógeno es el agente causal. Sin embargo, al seleccionar los lugares para el experimento, el científico deberá intentar localizar las zonas en las que otros agentes que podrían influir sobre la producción, como la humedad y acidez, sean similares. De lo contrario, el científico no sería capaz de asegurar qué factor es responsable de las diferencias observadas en la producción de los distintos lugares.

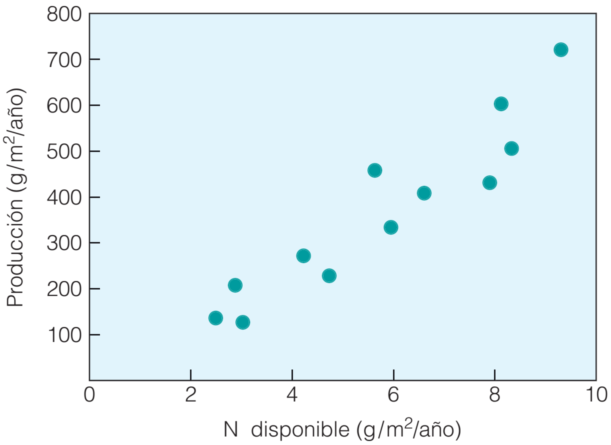


Figura 1.2 | La respuesta de la producción de la pradera a la disponibilidad de nitrógeno. El nitrógeno, la variable independiente, va sobre el eje *x*, la producción de la pradera, la variable dependiente, va en el eje *y*.

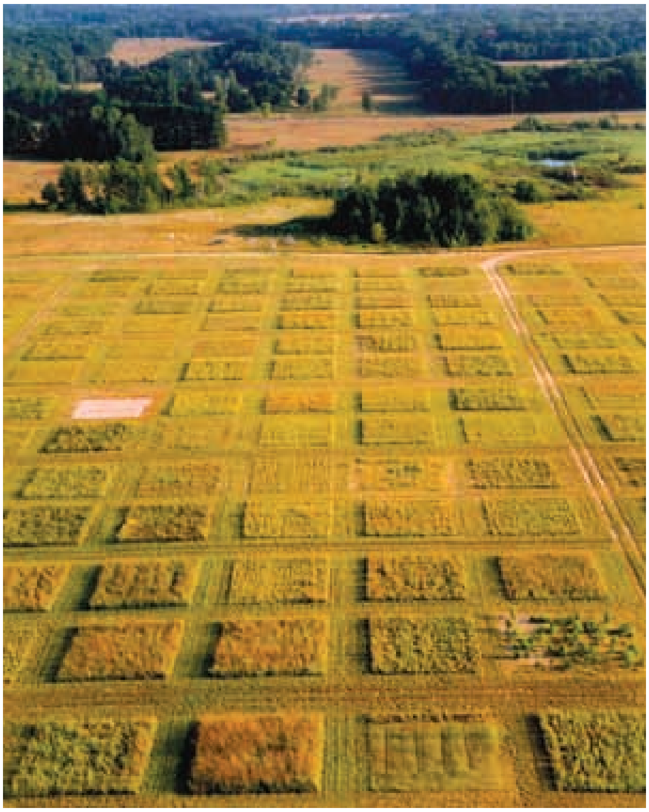


Figura 1.3 | Experimento de campo en Cedar Creek, estación de Investigación Ecológica a Largo Plazo (IELP), situada en el centro de Minnesota, llevado a cabo por la Universidad de Minnesota. Las parcelas experimentales como las que se observan en la fotografía se utilizan para examinar los efectos de una elevada deposición de nitrógeno, de un aumento de las concentraciones del dióxido de carbono atmosférico y de una pérdida de la biodiversidad en el funcionamiento del ecosistema.

Finalmente, el científico podría probar con un tercer enfoque: una serie de experimentos de laboratorio. La ventaja de los experimentos de laboratorio es que el científico tiene mucho más control sobre las condiciones ambientales. Por ejemplo, el científico puede cultivar hierbas locales en el invernadero bajo condiciones controladas de temperatura, acidez del suelo y disponibilidad de agua (Figura 1.4). Si las plantas presentan un aumento del crecimiento con una mayor fertilización con nitrógeno, el científico tiene pruebas que apoyan su hipótesis. Sin embargo, el científico

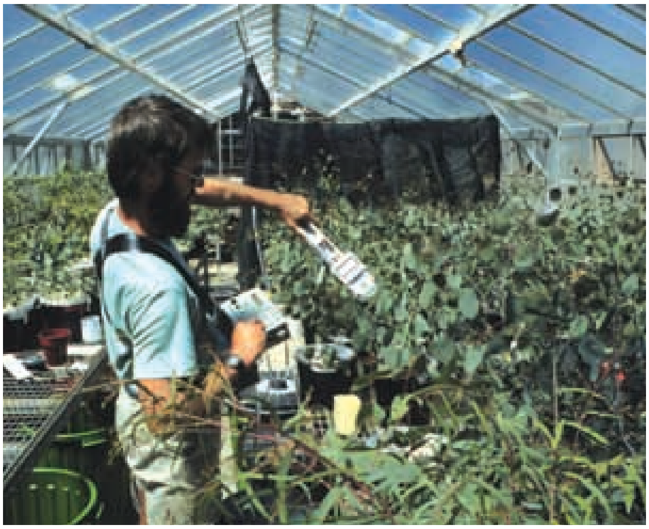


Figura 1.4 | Estos plantones de *Eucalyptus* se cultivan en el invernadero como parte de un experimento en el cual se examina la respuesta del crecimiento de la planta a distintos niveles de disponibilidad de nutrientes. El investigador que se ve en la imagen utiliza un instrumento portátil para medir las tasas de fotosíntesis de las plantas que han recibido diferentes niveles de nitrógeno durante el período de su crecimiento.

se enfrenta a una limitación común a todos los experimentos de laboratorio: los resultados no son directamente aplicables al campo. La respuesta de las plantas herbáceas bajo condiciones controladas de laboratorio puede no coincidir con su respuesta bajo condiciones naturales en el campo. En el campo, las plantas forman parte del ecosistema e interactúan con otras plantas y animales y con el medio ambiente físico. A pesar de esta limitación, ahora el científico conoce la respuesta básica de crecimiento de las plantas ante la disponibilidad del nitrógeno y continúa diseñando experimentos de laboratorio y de campo para explorar nuevas cuestiones acerca de la relación causa-efecto.

1.6 | Los experimentos pueden conducir a predicciones

Los científicos utilizan la interpretación de sus observaciones y experimentos para elaborar modelos. Los datos se limitan al caso especial de lo que ocurrió cuando se efectuaron las medidas. Como las fotografías, los datos representan un lugar y un momento determinado. Los modelos usan la interpretación de los datos para predecir lo que ocurrirá en otro lugar y momento determinados.

Los **modelos** son representaciones abstractas y simplificadas de los sistemas reales. Nos permiten predecir algunas conductas o respuestas mediante un conjunto de supuestos explícitos. Los modelos pueden ser matemáticos, como las simulaciones por ordenador, o pueden ser verbalmente descriptivos, como la teoría de la evolución por selección natural de Darwin. Las hipótesis son modelos. Nuestra hipótesis acerca de la disponibilidad de nitrógeno es un modelo. Predice que la producción de la planta aumentará con una disponibilidad creciente de nitrógeno. Sin embargo, esta predicción es cualitativa, no predice cuánto. Por el contrario, los modelos matemáticos ofrecen predicciones cuantitativas. Por ejemplo, basándonos en los datos de la Figura 1.2, podemos desarrollar una ecuación de regresión, una forma de modelo estadístico que predice la producción de la planta por unidad de nitrógeno del suelo (Figura 1.5). (Véase en QUANTIFYit! **www.ecologyplace.com** para revisar el análisis de regresión).

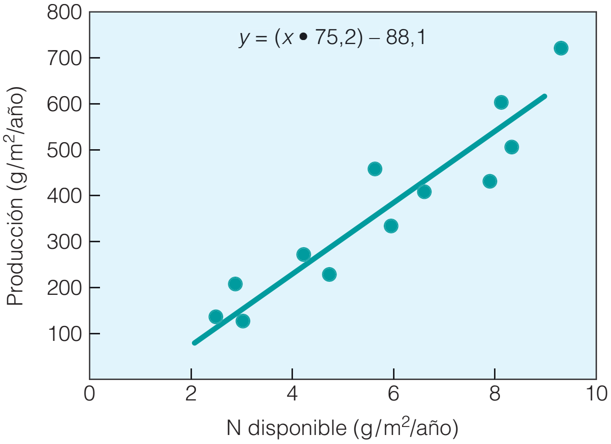


Figura 1.5 | Modelo de regresión lineal simple para predecir la producción de la planta (eje *y*) por disponibilidad de nitrógeno (eje *x*). La forma general de la ecuación es $y = (x \times b) + a$, **donde** *b* es la pendiente de la línea (75,2) y *a* es la intersección *y* (–88,1), o el valor de *y* donde la línea intercepta el eje *y*.

Todos los enfoques tratados anteriormente (observación, experimentación, prueba de hipótesis y modelos), aparecen en los capítulos siguientes para ilustrar conceptos y relaciones básicas. Son las herramientas básicas de la ciencia.

1.7 | La incertidumbre es una característica inherente a la ciencia

Recoger observaciones, desarrollar y demostrar hipótesis, y construir modelos predictivos constituye la base del método científico (Figura 1.6). Se trata de un proceso continuo de probar y corregir conceptos para explicar la variación que observamos en el mundo que nos rodea, logrando así una unidad entre observaciones que a primera vista no parecerían relacionadas. La diferencia entre ciencia y arte es que, aunque ambas incluyen la creación de conceptos, en la ciencia su exploración está limitada por los hechos. En la ciencia la única prueba de conceptos es su verdad empírica.

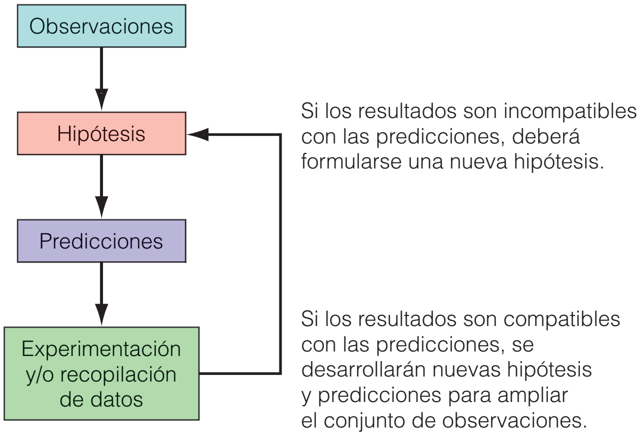

Observaciones
Hipótesis
Predicciones
Experimentación y/o recopilación de datos
Si los resultados son incompatibles con las predicciones, deberá formularse una nueva hipótesis.
Si los resultados son compatibles con las predicciones, se desarrollarán nuevas hipótesis y predicciones para ampliar el conjunto de observaciones.

Figura 1.6 | Representación sencilla del método científico. Las observaciones conducen al desarrollo de un modelo conceptual de cómo funciona el sistema que se está estudiando. A partir del modelo conceptual, se elabora una hipótesis de la cual se producen ciertas predicciones. Éstas se demuestran mediante experimentación y/u otras observaciones. Si los resultados del estudio son incompatibles con las predicciones (resultado negativo), el modelo conceptual original y la hipótesis deben volver a evaluarse y deberá formularse una nueva hipótesis. Si los resultados son compatibles con la predicción (resultado positivo), el modelo conceptual puede modificarse haciendo más flexibles los supuestos previos. A continuación, la hipótesis se modifica para incluir otras predicciones y el proceso de prueba se repite.

Sin embargo, no existe permanencia para los conceptos científicos porque son nuestras interpretaciones de los fenómenos naturales. Estamos limitados a inspeccionar solamente una parte de la naturaleza porque tenemos que simplificar para entender. Como expresamos en el Apartado 1.5, cuando diseñamos experimentos controlamos los factores pertinentes e intentamos eliminar otros que puedan confundir los resultados. Nuestra intención es centrarnos en un subconjunto de la naturaleza a partir del cual podamos establecer causa y efecto. La contrapartida es que cualquiera que sea la causa y el efecto que logremos identificar, representará solamente una conexión parcial con la naturaleza que esperamos comprender. Por esa razón, cuando los experimentos y las observaciones apoyan nuestras hipótesis, y cuando las predicciones de los modelos se verifican, nuestro trabajo aún no ha terminado. Trabajamos para aflojar las restricciones impuestas por la necesidad de simplificar para entender. Expandimos nuestra hipótesis para cubrir un espectro más amplio de condiciones y, una vez más, comenzamos probando su capacidad de explicar nuestras nuevas observaciones.

Puede parecer extraño al principio, pero la verdad es que la ciencia es la búsqueda de pruebas que demuestren que nuestros conceptos están equivocados. Rara vez existe una única explicación posible para una observación. Como resultado, pueden desarrollarse infinidad de hipótesis que puedan ser compatibles con una observación, por lo que determinar las observaciones que son compatibles con una hipótesis no es suficiente para demostrar que dicha hipótesis es verdadera. El objetivo real de someter a prueba una hipótesis es la eliminación de las ideas incorrectas. Por lo tanto, debemos seguir un proceso de descarte, buscando la prueba que demuestre que una hipótesis es equivocada. La ciencia es esencialmente una actividad de autocorrección, dependiente de un proceso de debate continuo. La disconformidad es la actividad de la ciencia, impulsada por la investigación libre y la independencia de pensamiento. Para el observador externo, este proceso esencial de debate puede parecerle un defecto. Después de todo, dependemos de la ciencia para el desarrollo de la tecnología y la capacidad de resolver problemas. En el caso de los problemas ambientales actuales, las soluciones pueden conllevar difíciles decisiones éticas, sociales y económicas. Por esa razón, la incertidumbre inherente a la ciencia resulta incómoda. Sin embargo, no debemos confundir incertidumbre con confusión, ni debemos permitir que el desacuerdo entre los científicos sea una excusa para la falta de acción. Por el contrario, necesitamos comprender la incertidumbre para poder equilibrarla con los costes de la falta de acción.

1.8 | El individuo es la unidad básica de la ecología

Como observamos en la exposición previa, la ecología abarca un área de investigación muy amplia, desde individuos hasta ecosistemas. Hay muchos puntos a partir de los cuales podemos comenzar nuestro estudio. Hemos elegido comenzar con el organismo individual, para examinar los procesos que sigue y las restricciones a las que se enfrenta para conservar la vida bajo variadas condiciones medioambientales. El organismo individual forma la unidad básica en ecología. Es el individuo quien detecta y responde al ambiente físico predominante. Son las propiedades colectivas del nacimiento y la muerte de los individuos las que impulsan la dinámica poblacional y son los individuos de diferentes especies los que interactúan mutuamente en el contexto de las comunidades. No obstante, quizá lo más importante es que el individuo, a través del proceso de reproducción, pasa la información genética a individuos sucesivos, definiendo la naturaleza de futuros individuos que formarán parte de las poblaciones, comunidades y ecosistemas del mañana. Con el individuo podemos comenzar a comprender los mecanismos que producen la diversidad de la vida y los ecosistemas de la tierra, mecanismos que se rigen por el proceso de selección natural.

Resumen

Ecosistemas (1.1)

Los organismos interactúan con su medio ambiente en el contexto del ecosistema. En términos generales el ecosistema está formado por dos componentes básicos, el vivo (biótico) y el físico (abiótico), que interactúan como sistema.

Estructura jerárquica (1.2)

Los componentes de un ecosistema forman una jerarquía. Los organismos del mismo tipo que habitan un medio ambiente físico determinado constituyen una población. Las poblaciones de diferentes tipos de organismos interactúan con miembros de su propia especie y también con individuos de otras especies. Estas interacciones van desde la competencia por los recursos compartidos a la depredación, pasando por el beneficio mutuo. Las poblaciones que interactúan constituyen una comunidad biótica. La comunidad más el medio ambiente físico forman el ecosistema.

Historia de la ecología (1.3)

Los orígenes de la ecología son diversos, pero su raíz principal se remonta a los comienzos de la historia natural y de la geografía vegetal. Éstas evolucionaron al estudio de las comunidades vegetales. La ecología animal se desarrolló más tarde que la ecología vegetal, sentando en última instancia las bases de la ecología de poblaciones, la ecología evolutiva y la ecología del comportamiento.

Los estudios de la respuesta fisiológica de plantas y animales a las características del medio ambiente físico dieron lugar a la ecología fisiológica.

El estudio de la interacción entre especies se desarrolló en el campo de la ecología de comunidades, y los intentos de ampliar la perspectiva de la naturaleza para incluir el medio ambiente físico y la comunidad biótica dieron origen a la ecología de ecosistemas.

El desarrollo de la tecnología moderna y de la creciente influencia de la especie humana en nuestro planeta dio origen a nuevos ámbitos de estudio dentro de la ecología. La ecología del paisaje consiste en el estudio de la relación espacial entre comunidades y ecosistemas en el paisaje. La ecología de la conservación y la ecología de la restauración se centran en la gestión y el restablecimiento de la diversidad de las especies y de los ecosistemas naturales, mientras la ecología global implica la comprensión de la tierra como sistema.

Una ciencia interdisciplinaria (1.4)

La ecología es una ciencia interdisciplinaria porque las interacciones de los organismos con su medio ambiente y entre sí implican respuestas fisiológicas, de comportamiento y físicas. El estudio de estas respuestas recurre a campos tales como la fisiología, la bioquímica, la genética, la geología, la hidrología y la meteorología.

Métodos científicos (1.5)

El estudio de los patrones y procesos dentro de los ecosistemas requiere de estudios o experimentos de campo y de laboratorio. La experimentación comienza con la formulación de una hipótesis. La hipótesis es una afirmación acerca de una causa y efecto que puede demostrarse experimentalmente.

Modelos y predicción (1.6)

En función de los datos de la investigación, los ecólogos desarrollan modelos. Los modelos son abstracciones y simplificaciones de fenómenos naturales. Tal simplificación es necesaria para comprender los procesos naturales.

Incertidumbre en la ciencia (1.7)

La incertidumbre es una característica inherente al estudio científico; surge a raíz de la limitación de que sólo podemos centrarnos en un pequeño subconjunto de la naturaleza, lo cual resulta en una perspectiva incompleta. Como pueden desarrollarse muchas hipótesis compatibles con una observación, determinar qué observaciones son compatibles con una hipótesis no es suficiente para demostrar que dicha hipótesis es verdadera. El objetivo real de la demostración de la hipótesis es descartar las ideas incorrectas.

Individuos (1.8)

Los organismos individuales forman la unidad básica de la ecología. El individuo responde al medio ambiente. El nacimiento y la muerte de los individuos de forma colectiva definen la dinámica poblacional y las interacciones interespecíficas e intraespecíficas definen las comunidades. El individuo es el que pasa los genes a las generaciones sucesivas.

Preguntas de estudio

1. ¿En qué difieren ecología y ecologismo? ¿De qué forma depende el ecologismo de la ciencia de la ecología?

2. Defina los términos *población, comunidad* y *ecosistema.*

3. ¿De qué manera podría la inclusión del medio ambiente físico en el marco del ecosistema ayudar a los ecólogos a alcanzar el objetivo básico de comprender la interacción de los organismos con su medio ambiente?

4. ¿Qué es una hipótesis? ¿Qué papel desempeñan las hipótesis en la ciencia?

5. Un ecólogo observó que la dieta de una especie de ave consistía fundamentalmente en semillas de hierba de mayor tamaño (en contraposición con las semillas de hierba de menor tamaño o semillas de otras plantas herbáceas que se encontraban en la zona). El ecólogo formuló la hipótesis que las aves elegían las semillas más grandes porque tenían una mayor concentración de nitrógeno que los otros tipos de semillas presentes en el lugar. Para demostrar la hipótesis, el ecólogo comparó las semillas de de hierba de mayor tamaño con los otros tipos de semillas y los resultados mostraron claramente que las semillas de hierba de mayor tamaño efectivamente tenían una mayor concentración de nitrógeno. ¿Demostró el ecólogo que la hipótesis era verdadera? ¿Puede el ecólogo concluir que la razón por la cual las aves eligen las semillas de hierba más grandes es su mayor concentración de nitrógeno? ¿Por qué o por qué no?

6. ¿Qué es un modelo? ¿Cuál es la relación entre hipótesis y modelos?
7. Dada la importancia de la investigación ecológica para tomar decisiones políticas y económicas relativas a los problemas ambientales actuales como el calentamiento global, ¿cómo cree que los científicos deben comunicar las incertidumbres en sus resultados a los políticos y al público?

Bibliografía adicional

Bates, M. 1956. *The nature of natural history.* New York: Random House.

Voz solitaria en 1956, Bates nos muestra que las preocupaciones por el medio ambiente han tenido una larga historia antes del surgimiento del movimiento ecologista moderno. Un clásico que deberían leer todos los que están interesados en los problemas ambientales actuales.

Bronowski, J. 1956. *Science and human values.* New York: Harper & Row.

Escrito por un físico y poeta, este libro corto es una hermosa exposición acerca del proceso científico como compromiso humano. El libro explora el compromiso de la ciencia como empresa del hombre. Muy recomendable.

Cronon, W. 1996. *«The trouble with wilderness; or, getting back to the wrong nature.» In uncommon ground: rethinking the human place in nature* (Cronon, W., ed.)69-90. New York: W.W. Norton.

Este artículo es ideal para que lo lean los estudiantes, ya que provocó una increíble cantidad de debates entre los ecologistas, ambientalistas y conservacionistas. Cronon describe que la idea de naturaleza prístina es una invención humana y que, como consecuencia, la ecología no es natural sin considerar a los seres humanos que la integran.

McIntosh, R. P. 1985. *The background of ecology: Concept and theory.* Cambridge: Cambridge Univ. Press.

Proporciona una excelente historia de la ciencia de la ecología desde un punto de vista científico.

Worster, D. 1994. *Nature's economy.* Cambridge: Cambridge Univ. Press.

Una historia de la ecología escrita desde el punto de vista de una figura líder de este ámbito.

Capítulo 2 | Adaptación y evolución

2.1 La selección natural requiere dos condiciones
2.2 La heredabilidad es una característica esencial de la selección natural
2.3 Los genes son las unidades de la herencia
2.4 La variación genética es el ingrediente esencial para la selección natural
2.5 La evolución es una modificación en la frecuencia génica
2.6 El concepto de especie se basa en el aislamiento genético
2.7 El proceso de especiación incluye el desarrollo del aislamiento reproductivo
2.8 La variación geográfica en una especie proporciona información sobre el proceso de especiación
2.9 Las adaptaciones reflejan compromisos y constricciones

¿Recuerda la primera visita de niño al zoológico? Seguro que se quedó maravillado con la diversidad de animales raros y sorprendentes: el largo cuello de la jirafa, el pelaje blanco del oso polar y los brazos extremadamente largos del orangután. Estos animales parecían de otro mundo, muy diferentes a los que habitan en el entorno que conocemos. En los dispersos árboles con forma de paraguas de la sabana africana, las heladas corrientes del Ártico y las copas de la selva tropical de Borneo, sin embargo, estos animales parecen tan naturales como las aves que se alimentan en nuestros patios traseros o el ciervo que aparece al borde del bosque al atardecer. Lo que parecen ser rarezas en el contexto de un ambiente son ventajas o características que permiten que los organismos se desarrollen en otro ambiente. El largo cuello de la jirafa le permite alimentarse en partes de un árbol que se encuentran fuera del alcance de otros animales que ramonean en la sabana. El blanco pelaje del oso polar lo vuelve prácticamente invisible a las potenciales presas en el paisaje níveo del Ártico. Los largos brazos del orangután son fundamentales para la vida en las alturas de la selva, donde el equilibrio depende de algo más que de pasos firmes. Estas características que permiten que un organismo se desarrolle en un determinado ambiente se denominan *adaptaciones*.

Antes de mediados del siglo XIX, estos ejemplos servían para ilustrar las «sabias leyes que permitían la perfecta adaptación de todos los organismos entre sí y con respecto al medio ambiente». La adaptación, después de todo, implicaba un diseño, y el diseño, un diseñador. La historia natural consistía en la tarea de catalogar las creaciones del arquitecto divino. Hacia mediados de siglo, no obstante, surgió una idea revolucionaria que cambiaría para siempre nuestro punto de vista de la naturaleza.

> Al analizar el origen de las especies, es concebible que un naturalista (...) llegue a la conclusión de que las especies no se crearon de forma independiente, sino que descendieron como variaciones de otras especies. Sin

Figura 2.1 | Charles Darwin (1809-1882).

> embargo, dicha conclusión, si bien cuenta con sólidos fundamentos, no sería satisfactoria hasta que se demostrase de qué manera las innumerables especies que habitan este mundo se han modificado con el fin de adoptar la estructura y coadaptación perfectas que, con razón, despiertan nuestra admiración.

Las páginas siguientes de *El origen de las especies* de Charles Darwin, publicado por primera vez el 24 de noviembre de 1859, cambiaron la historia de la ciencia y cuestionaron una perspectiva sobre el mundo que se había mantenido durante milenios (Figura 2.1). No sólo influyó en la visión tradicional sobre el origen de la diversidad de la vida en la Tierra, sino también en el punto de vista sobre el origen mismo de la especie humana. Lo que Charles Darwin presentó en esas páginas era la *teoría de la selección natural*, cuya belleza radicaba justamente en su simplicidad: el mecanismo de selección natural es la simple eliminación de individuos «inferiores».

2.1 | La selección natural requiere dos condiciones

Para definirla con mayor precisión, la selección natural es el éxito diferencial (supervivencia y reproducción) de los individuos de una población que se obtiene como resultado de su interacción con el medio. Como describió Darwin, la selección natural es producto de dos condiciones: (1) la variación entre los individuos de una población de alguna característica «heredable» y (2) que esta variación conduzca a diferencias entre los individuos en cuanto a la supervivencia y la reproducción. La selección natural es cuestión de números. Darwin afirmó:

> Entre los individuos que logran reproducirse, unos tendrán mayor cantidad de descendencia que otros. Los primeros se consideran más eficientes que los segundos debido a que realizan una mayor contribución a la generación siguiente. Los organismos que dejan poca descendencia o que no tienen descendencia contribuyen poco o nada a las generaciones siguientes y por ello se consideran menos eficientes.

La **eficiencia** de un individuo se mide por la contribución proporcional que realiza a las generaciones futuras. Dadas determinadas condiciones ambientales, los individuos que poseen las características necesarias para sobrevivir y reproducirse y, finalmente, transmitir dichas características a la generación siguiente, se someten a una selección positiva, mientras que los que carecen de ellas se someten a una selección negativa.

Las obras de Peter y Rosemary Grant constituyen un excelente ejemplo documental de la selección natural. Los Grant dedicaron más de dos décadas al estudio de las aves de las Islas Galápagos, esas mismas islas cuya diversidad animal influyó tanto en el joven Charles Darwin cuando era un naturalista a bordo del buque expedicionario HMS *Beagle*. Entre otros sucesos, la investigación de éstos documentó una notable alteración en un rasgo físico de los pinzones que habitaban algunas de las islas durante un período de extremo cambio climático (véase Cuantificando la ecología 2.1: Estadística descriptiva).

La Figura 2.2 muestra variaciones en el tamaño del pico del pinzón mediano del suelo de Darwin (*Geospiza fortis*) que habita el islote de 40 hectáreas de Daphne Mayor, una de las Islas Galápagos ubicada en la costa de Ecuador. El tamaño del pico es una característica que influye en la conducta alimentaria de estas aves, que ingieren semillas. Los ejemplares con picos grandes pueden alimentarse de una amplia variedad de semillas, desde las grandes hasta las pequeñas, mientras que los que presentan picos más pequeños deben limitarse a ingerir semillas de menor tamaño.

A principios de la década de 1970, la isla contaba con precipitaciones regulares (de 127 a 137 mm al año), lo que proporcionaba una abundante variedad de semillas y una numerosa población de pinzones (1.500 aves). Sin embargo, en 1977, un cambio periódico en el clima del Océano Pacífico denominado La Niña (véase el Capítulo 3, Apartado 3.9)

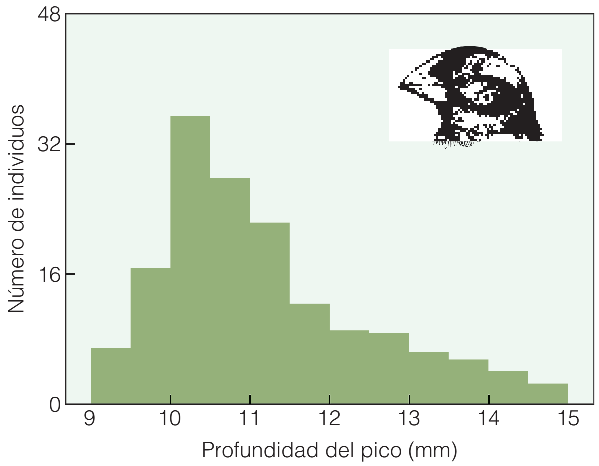


Figura 2.2 | Variación en el tamaño del pico (medido en profundidad) en la población de pinzones de suelo de las Galápagos (*Geospiza fortis*) que habita en la isla de Daphne Mayor. El histograma representa la cantidad de individuos que se tomaron como muestra (eje *y*) en cada categoría (0,5 mm) de profundidad del pico (eje *x*). La profundidad del pico influye directamente en el tamaño de las semillas que pueden ingerir cada una de las aves. (Adaptado de Grant, 1999) Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para trabajar con histogramas y gráficos de dispersión.

alteró los patrones climáticos de las Galápagos, ocasionando una grave sequía. En esa estación cayeron solamente 24 mm de precipitaciones. Durante la sequía, la producción de semillas cayó de manera drástica. Las semillas pequeñas disminuyeron con mayor rapidez que las grandes, lo que llevó al incremento del tamaño medio y la dureza de las semillas disponibles (véase Cuantificando la ecología 2.2: Intervalos de confianza). Los pinzones, que habitualmente se alimentaban de semillas pequeñas, se vieron obligados a ingerir semillas grandes. Las aves pequeñas se encontraron con dificultades para encontrar alimento, mientras que las aves de mayor tamaño, en particular los machos con picos grandes, sobrevivieron con mayor facilidad, dado que podían romper las semillas más grandes y duras. Las hembras sufrieron una alta mortalidad. En conjunto, la población se redujo un 85 por ciento debido a la mortalidad y posiblemente a la emigración (Figura 2.3a).

La mayor tasa de supervivencia presentada por los individuos más grandes llevó a una drástica modificación en la distribución del tamaño del pico en la población (Figura 2.3b). Este tipo de selección natural, en el que el valor promedio del rasgo se altera a favor de un extremo y en contra del otro (Figura 2.4a) se denomina **selección direccional**. En otros casos, la selección natural puede favorecer a los individuos más próximos a la media de la población en detrimento de los dos extremos, en cuyo caso se denomina **selección estabilizadora** (Figura 2.4b). Cuando la selección natural favorece ambos extremos de forma simultánea,

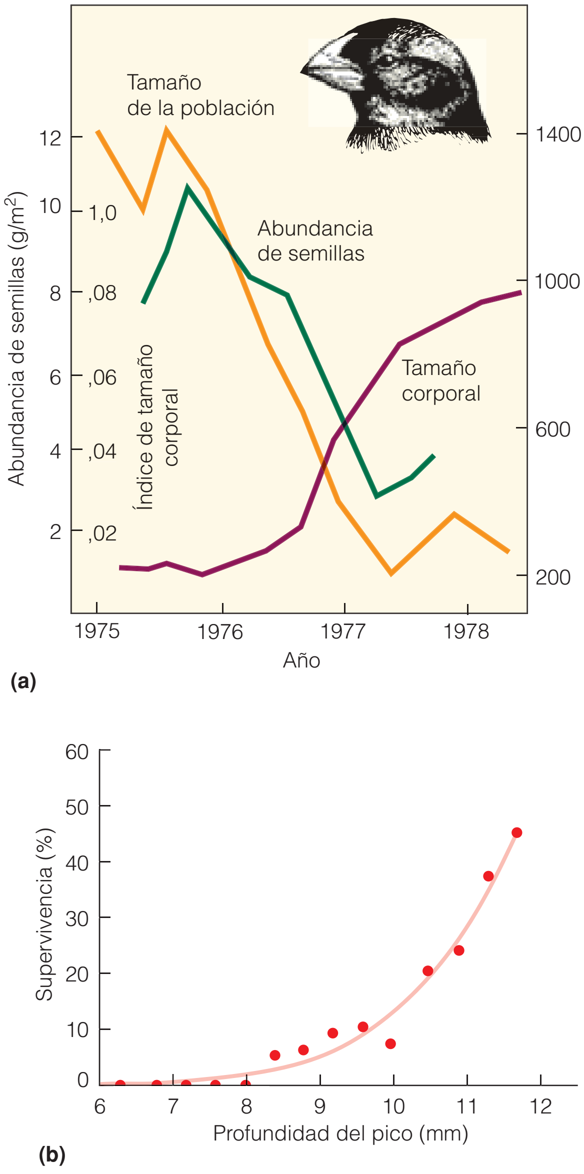


Figura 2.3 | Prueba de la selección natural en los pinzones de suelo, *Geospiza fortis*. **(a)** La línea amarilla representa la población estimada en la isla de Daphne Mayor según los censos de poblaciones marcadas, mientras que la línea verde muestra la abundancia de semillas, sin incluir dos especies de semillas que los pinzones de las Galápagos no ingieren. Las poblaciones disminuyeron frente a la escasez de semillas durante una sequía prolongada. La línea marrón representa las alteraciones en el tamaño corporal. Cabe señalar el aumento en el tamaño corporal de las aves supervivientes a la sequía, lo que indicaría que las aves más pequeñas quedaban eliminadas por la selección mientras que las de mayor tamaño se veían favorecidas. La selección a favor del mayor tamaño corporal también se refleja en la relación entre el tamaño del pico y la supervivencia en ese mismo período. **(b)** Los resultados sugieren que la selección más intensa en una especie se produce bajo condiciones ambientales desfavorables. (Adaptado de Boag y Grant, 1981.)

Cuantificando la ecología 2.1 | *Estadística descriptiva*

Cualquiera que sea la característica que se considere, los individuos de una población por lo general presentan algún grado de variación. El análisis cuantitativo de dicha variación es fundamental para todo estudio ecológico. Por lo tanto, ¿cómo se caracteriza una población? ¿Qué medidas pueden emplearse para describir la variación existente en una población o un conjunto de observaciones? Se suelen utilizar dos estadísticas de resumen para caracterizar un conjunto de observaciones realizadas sobre una población: (1) estimación de la tendencia central y (2) estimación de la variación. La estadística real que se emplee, sin embargo, dependerá del tipo de datos representados en el conjunto de observaciones (véase Cuantificando la ecología 1.1: Clasificación de datos ecológicos).

Las medidas de la tendencia central describen la ubicación del medio o centro de un rango de valores. La **media aritmética** (m), en general denominada simplemente media, es la medida de tendencia central más utilizada para datos numéricos. Se trata simplemente de la suma de los números (valores de las observaciones) dividida por la cantidad de observaciones. A modo de ejemplo, el siguiente conjunto de números representa la longitud del pico (mm) de nueve jilgueros canarios (*Carduelis tristis*) tomados como muestra en un estudio sobre los patrones de variación en el tamaño del pico de una población local:

9,2; 8,7; 10,3; 9,3; 8,9; 10,2; 7,9; 9,7; 9,5

La media aritmética sería la suma de las longitudes dividida por 9 (el total de observaciones sumadas):

$$\frac{(9{,}2 + 8{,}7 + 10{,}3 + 9{,}3 + 8{,}9 + 10{,}2 + 7{,}9 + 9{,}7 + 9{,}5)}{9}$$

$$= \frac{83{,}7}{9} = 9{,}3$$

La longitud media de los picos de los jilgueros de la población en estudio es de 9,3 mm.

Otra medida de la tendencia central empleada con frecuencia para resumir los datos numéricos es la mediana. La **mediana** es el punto medio de una distribución: hay igual cantidad de números tanto por encima como por debajo de la misma. Con el fin de calcular la mediana de las longitudes del pico mencionadas anteriormente, en primer lugar es necesario ordenarlas de menor a mayor:

7,9; 8,7; 8,9; 9,2; **9,3**; 9,5; 9,7; 10,2; 10,3

El valor de la mediana (el punto medio de la distribución) es 9,3. En este ejemplo, la mediana tiene el mismo valor que la media. Si la cantidad de observaciones fuese un número par, no sería posible seleccionar un punto medio, por lo que se calcula la media de los dos valores centrales para representar la mediana.

Una tercera medida de la tendencia central, la moda, se utiliza habitualmente para sintetizar datos discretos. La **moda** es el valor que ocurre con mayor frecuencia. Por ejemplo, consideremos los siguientes datos recopilados de la cantidad de crías producidas por cada pareja de progenitores (nido) de jilgueros canarios en el sitio de estudio:

3, 2, 4, 2, 1, 3, 3, 4, 3, 5

La moda es el 3, porque una mayor cantidad de parejas de progenitores (4) tuvo 3 crías. La moda es más fácil de visualizar cuando los datos se representan mediante un histograma, como en la Figura 1.

La moda de datos continuos por lo general se calcula a partir de una distribución de frecuencias agrupada (véase Cuantificando la ecología 1.2: Visualización de datos ecológicos: Histogramas y gráficos de dispersión) y la moda se representa como el punto medio del intervalo con la frecuencia más alta (9,5 para el intervalo de 9,0 a 9,99 en Cuantificando la ecología 1.2: Figura 1a).

Una vez que se han calculado las estimaciones de la tendencia central, el paso siguiente es caracterizar la variación de las mismas. La medida de variación más sencilla en un conjunto de observaciones es el rango. El **rango** es simplemente el valor más alto menos el valor más bajo. En el ejemplo de las longitudes del pico de los jilgueros, el rango es la diferencia entre el valor más alto (máximo: 10,3 mm) y el valor más bajo (mínimo: 7,9 mm), es decir, 2,4 mm.

aunque no necesariamente en el mismo grado, puede dar como resultado una distribución bimodal de la(s) característica(s) en la población (Figura 2.4c). Dicha selección, conocida como **selección disruptiva**, se produce cuando los miembros de determinada población se someten a diferentes presiones selectivas. Uno de los pocos ejemplos documentados de la selección disruptiva en poblaciones naturales proviene de la obra del ecólogo evolutivo Tho-

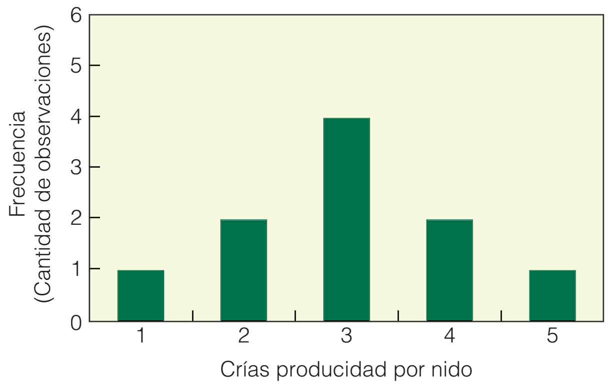


Figura 1 | Histograma que indica la cantidad de crías producidas por cada pareja de progenitores (nido) de jilgueros canarios. El eje *x* representa la cantidad de crías producidas, mientras que el eje *y* muestra la cantidad de nidos (frecuencia).

Debido a que el rango solamente considera los valores mínimo y máximo, se ve afectado en gran medida por valores extremos que quizás no sean representativos de la muestra (o población) global. Por este motivo, en general se recomienda utilizar una estadística que incluya todas las observaciones. Un primer intento sería calcular la desviación (diferencia) de cada observación a partir de una medida de la tendencia central como la media. Es posible calcular la «desviación media» de la media aritmética ($m = 9{,}3$ mm) de la siguiente manera.

En primer lugar, se debe restar de cada valor la media aritmética:

$$(9{,}2 - 9{,}3) + (8{,}7 - 9{,}3) + (10{,}3 - 9{,}3) + (9{,}3 - 9{,}3) + (8{,}9 - 9{,}3) + (10{,}2 - 9{,}3) + (7{,}9 - 9{,}3) + (9{,}7 - 9{,}3) + (9{,}5 - 9{,}3)$$
$$= (-0{,}1) + (-0{,}6) + (1{,}0) + (0{,}0) + (0{,}4) + (0{,}9) + (-1{,}4) + (0{,}4) + (0{,}2) = 0{,}0$$

El problema con este enfoque es que la suma de las desviaciones de la media es cero y, por lo tanto, la desviación media también será cero. El resultado será siempre el mismo para las desviaciones de la media aritmética. (¿Puede explicar el motivo de este fenómeno?) De modo que, para de evitar que esto ocurra, cada desviación del valor medio se elevará al cuadrado y se denominará la «desviación de la media elevada al cuadrado». Así, una desviación de 0,4, sea un número positivo o negativo, tendrá el mismo valor (0,16).

Si ahora elevamos al cuadrado la desviación de la media global, la suma de las desviaciones será:

$$(-0{,}1)^2 + (-0{,}6)^2 + (1{,}0)^2 + (0{,}0)^2 + (0{,}4)^2 + (0{,}9)^2 + (-1{,}4)^2 + (0{,}4)^2 + (0{,}2)^2 = 4{,}5$$

y la desviación media es $4{,}5/9 = 0{,}5$. Esta «desviación de la media elevada al cuadrado» se denomina la **varianza** (s^2).

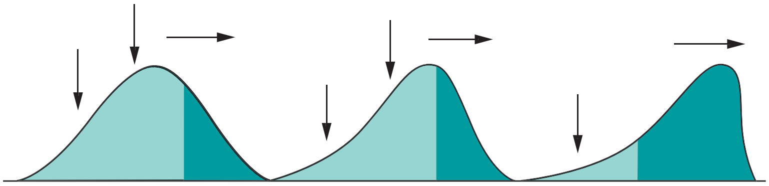
Sin embargo, existe un problema con la varianza: dado que en el cálculo las desviaciones se elevan al cuadrado, las unidades también lo hacen. Para hacer que las unidades vuelvan a sus valores originales, es necesario aplicar la raíz cuadrada a la varianza. Este valor (s) se denomina la **desviación estándar**. Para la varianza de las longitudes del pico la desviación estándar es $\sqrt{0{,}5}$, es decir, 0,71.

A lo largo de este y otros capítulos, se presentarán los resultados de los estudios de forma sintética. Con frecuencia esto incluirá los cálculos de las medias y varianzas (o desviaciones estándar) de las muestras en estudio. En el caso de los datos categóricos, no obstante, no se recomienda la utilización de la media y la varianza, dado que los valores sólo representan categorías y la estadística descriptiva incluirá las modas y las distribuciones de frecuencia. ●

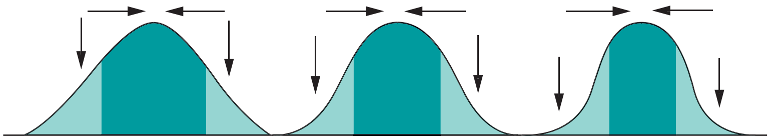
1. En el histograma de las longitudes del pico de los pinzones de Darwin medianos que se muestra en la Figura 2.2, ¿cuál es la moda (si los intervalos de profundidad del pico son de 0,5 mm)?
2. ¿Sería adecuado resumir la distribución de los tamaños del pico para la muestra de pirenestes ventrinegros presentados en la Figura 2.5 empleando la media aritmética como una medida de la tendencia central? Explique los motivos.

Vaya a QUANTIFY it! en **www.ecologyplace.com** para practicar estas herramientas cuantitativas con actividades sobre la estadística de resumen y la desviación estándar.

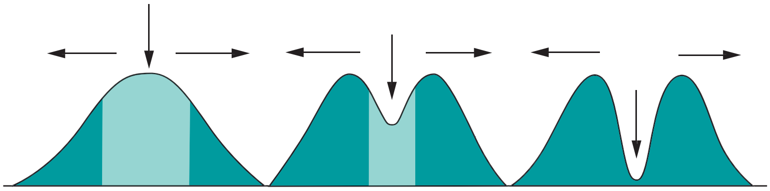
mas B. Smith de San Francisco State University. Smith registró pruebas del polimorfismo no relacionado con el sexo (tipos morfológicos diferenciados) en el pirenestes ventrinegro (*Pyrenestes ostrinus*), encontrado en Camerún, África Occidental. Se observa una clara distribución bimodal en el tamaño del pico en las aves adultas de ambos sexos (Figura 2.5, página 23), que se produce como resultado de la selección disruptiva.



(a) Selección direccional



(b) Selección estabilizadora



(c) Selección disruptiva

Figura 2.4 | Tres tipos de selección: Las curvas representan la distribución de las características en la población. **(a)** La selección direccional desplaza la media de la población hacia uno de los extremos. **(b)** La selección estabilizadora favorece a los organismos con valores cercanos a la media de la población. **(c)** La selección disruptiva incrementa la frecuencia de ambos extremos. Las flechas verticales representan las presiones selectivas, mientras que las flechas horizontales representan la dirección del cambio.

En el caso del pirenestes ventrinegro, la selección disruptiva se vincula con la calidad de la semilla. Las aves se alimentan principalmente de las semillas de dos especies de juncia, las cuales son similares en tamaño pero difieren enormemente en cuanto a su dureza. Los ejemplares con picos más grandes se alimentan con mayor éxito de la especie de juncia más dura, mientras que los de pico más pequeño ingieren más eficazmente la especie de semilla más blanda.

2.2 | La heredabilidad es una característica esencial de la selección natural

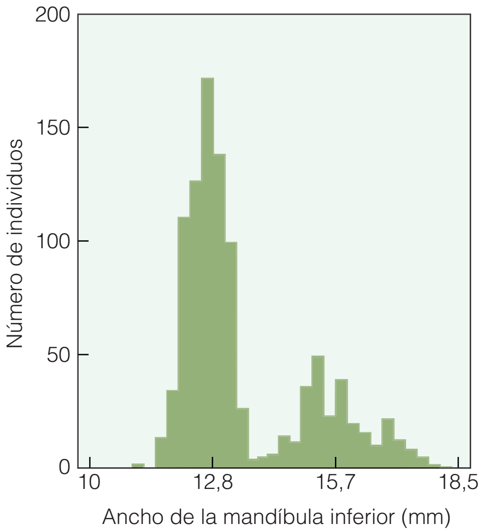
Existen dos supuestos fundamentales para la teoría que la selección natural trae respecto a la conversión de una especie en otra. El primero es que las características de un individuo se transmiten de una generación a la siguiente, es decir, del progenitor a la descendencia. Este concepto no se discutía. Durante milenios se había afirmado que la descendencia se asemeja a los progenitores. No obstante, la manera en que esta herencia tenía lugar era un misterio. Sin tener conocimientos de genética al desarrollar la teoría de la selección natural, Darwin aceptó la hipótesis de herencia más popular en la época: la herencia por mezcla. Se creía que las características de los progenitores se mezclaban en la descendencia, lo que producía características intermedias en la forma con respecto a las de los progenitores.

La controversia surge en relación con el segundo supuesto: que las características de una especie podían modificarse a lo largo del tiempo. El punto de vista predominante era que las especies se creaban de forma independiente y no variaban. Así, el carácter de una especie no sólo no cambiaba de una generación a otra, sino que nunca lo hacía.

Cuando Charles Darwin propuso la teoría de la selección natural, el concepto de que las especies podían mutar y estaban sujetas a modificaciones era una idea que, si bien no se aceptaba ampliamente, ya había existido por un tiempo. El abuelo mismo de Charles Darwin, Erasmus Darwin (1731-1802) había publicado *Las leyes de la vida orgánica* (*Zoonomía*) en 1794. Al igual que su antecesor, el filósofo francés Diderot, el abuelo de Darwin creía que si un animal sentía determinada necesidad, ésta daría origen a la formación de un «órgano que satisficiera la necesidad». Consideraba que la modificación de las especies ocurría por la «satisfacción de deseos originados por la lujuria, el hambre y el peligro» y que «muchos de ellos adquirían formas o tendencias que se transmitían a la posteridad» (descendencia).

Figura 2.5 | Distribución bimodal del tamaño del pico (medido por el ancho de la sección inferior del pico, es decir, la mandíbula: eje *x*) en los pirenestes ventrinegros (*Pyrenestes ostrinus*). **(a)** Se observa una distribución bimodal del tamaño del pico tanto en machos como en hembras y se produce como resultado de la selección disruptiva relacionada con la calidad de las semillas. Los individuos con picos más pequeños se alimentan de semillas con cáscara blanda, mientras que los individuos con picos mayores tienen mayor eficiencia para ingerir semillas de cáscara dura, como se indica en **(b)**. Ambos tipos de semillas son la fuente principal de alimento para la especie. (Adaptado de Smith, 1993) (Nature Publishing Group).

(a)



(b)

El soldado francés e historiador natural Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) llegó a una hipótesis propia pero similar a la de Erasmus Darwin. Lamarck sostenía que, debido a que el ambiente imponía nuevas «necesidades» en un animal, su «sensación interna» ponía en marcha procesos (desconocidos) que producían nuevos órganos para satisfacer dichas necesidades; en otras palabras, adaptaban al animal a su ambiente. Estos órganos luego se transmitían por herencia a la descendencia del animal.

Ésa era la corriente de pensamiento cuando Charles Darwin escribió *El origen de las especies*. La teoría de la selección natural que formuló fue un brillante ejemplo del razonamiento deductivo. Había obtenido una explicación de cómo las características de una especie podían modificarse de una generación a otra a través de la reproducción y supervivencia diferenciales de determinados individuos de una población. No hubo necesidad de recurrir a la «sensación interna» o «fuerza vital» de sus antecesores. Al aplicar este mecanismo al origen de las especies, sin embargo, aún era necesario contar con un enorme salto de fe. La selección natural está limitada por la variación contenida en la población. En el ejemplo de la selección natural en los pinzones medianos de tierra de Darwin presentado en el Apartado 2.1, el cambio en la distribución del tamaño del pico durante la sequía seguía limitado al rango de tamaños del pico presentes en la población. ¿De qué manera se amplía el rango de características? ¿Cómo surgen las nuevas características? Según Darwin, la mutación era el mecanismo principal para mantener la variación en una población: «el desvío repentino y notable de las estructuras» en ocasiones observado en la descendencia. Darwin también afirmó que, con la domesticación, a veces surgen mutaciones extremas («monstruosidades»), tales como un becerro de dos cabezas o un «cerdo que nace con una suerte de probóscide». La aceptación de la herencia por mezcla exigía que Darwin recurriera a una velocidad de mutación excesivamente elevada a fin de mantener los patrones de variación que señaló en las poblaciones naturales. Darwin era absolutamente consciente de esta limitación en su teoría. Lo que pasó por alto fue que la respuesta a estas preguntas sobre la variación, así como los

Cuantificando la ecología 2.2 | Intervalos de confianza

En Cuantificando la ecología 2.1: Estadística descriptiva, examinamos la utilización de la media y la desviación estándar para describir un conjunto de observaciones. La desviación estándar es un cálculo de la variación especialmente informativo cuando los datos presentan una **distribución normal**. Las distribuciones normales son una familia de distribuciones que cuentan con una forma general idéntica. Son simétricas, con una mayor cantidad de valores concentrados en el medio, en lugar de en los extremos, como se indica en la Figura 1. Es frecuente describir las distribuciones normales como acampanadas. Cualquier distribución normal puede especificarse matemáticamente en términos de dos parámetros: la media (μ) y la desviación estándar (σ). La media define el punto central de la distribución y, si bien hay varias curvas normales, todas comparten una importante propiedad que nos permite considerarlas de manera uniforme. Todas las curvas de densidad normal cumplen la siguiente propiedad, que se suele denominar la *regla empírica*.

El 68 por ciento de las observaciones se producen dentro de 1 desviación estándar de la media.

El 95 por ciento de las observaciones se producen dentro de 2 desviaciones estándar de la media.

El 99,7 por ciento de las observaciones se producen dentro de 3 desviaciones estándar de la media.

Así, para una distribución normal, casi la totalidad de los valores se presentan dentro de las 3 desviaciones estándar de la media, como se muestra en la Figura 1. La distribución normal es un concepto clave en estadística, dado que toda una clase de estadística (conocida como estadística paramétrica) se basa en la suposición de que los datos analizados corresponden a una distribución normal.

Cabe destacar que en la descripción anterior de la distribución normal se utilizan los símbolos μ y σ para la media y la desviación estándar (respectivamente), mientras que en Cuantificando la ecología 2.1: Estadística descriptiva se emplearon los símbolos m y s. El motivo de esta diferencia radica en que μ y σ representan la media y la desviación estándar de toda la población, mientras que los valores de m y s son cálculos de μ y σ basados en la muestra de la población en estudio, es decir, el subgrupo de la población que realmente se observa (véase Cuantificando la ecología 1.1: Clasificación de datos ecológicos). En el ejemplo presentado en Cuantificando la ecología 2.1: Estadística descriptiva, la media de las longitudes del pico de los nueve jilgueros canarios en estudio era de 9,3 mm. Si se tomara otra muestra de nueve jilgueros canario de la misma población, sin embargo, es poco probable que el cálculo de la media dé el mismo resultado.

Por lo tanto, ¿hasta qué punto es fiable es el cálculo de la media poblacional? ¿En qué grado representa m la verdadera media poblacional μ? Si la población de longitudes del pico se distribuye normalmente (se aproxima a una distribución normal), los cálculos de la media poblacional (valores de m) se distribuirán también de forma normal. Es decir, si se tomaran 100 muestras diferentes de nueve jilgueros canarios de la población y se calcularan las medias de dichas muestras, los valores de m formarían una distribución normal y la media de esa distribución sería la media poblacional μ. La desviación estándar de la distribución de la media de la muestra sería σ_m, conocida como

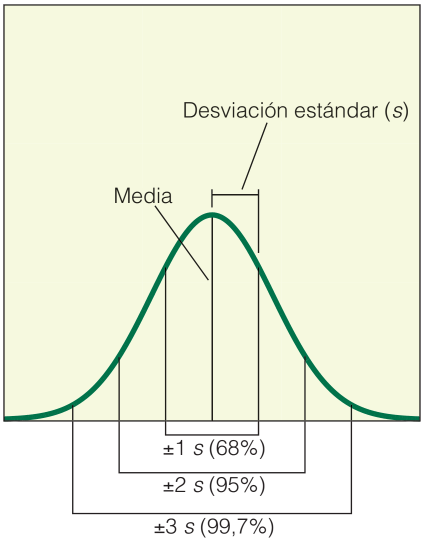


Figura 1 | Distribución normal, que muestra la proporción poblacional dentro de 1, 2 y 3 desviaciones estándar de la media.

métodos por los cuales se transmitían las características de generación en generación, se habían comenzado a desarrollar en las obras de un contemporáneo.

Desconocido por Darwin, un monje austriaco, Gregor Mendel (1822-1884), estudió en su jardín la transmisión de características de una generación de plantas del guisante a

error estándar (de la media). Se calcularía mediante la suma de las diferencias entre la media de la muestra y la media de la población, elevadas al cuadrado ($m - \mu$). Con la distribución normal, el valor estimado de $\sigma_m = \sigma / \sqrt{n}$, donde n es el tamaño de la muestra (la cantidad de observaciones empleadas en el cálculo de la media). Debido a que se desconoce la desviación estándar de la población real (σ), el cálculo más adecuado es s, la desviación estándar de la muestra. El cálculo más adecuado de σ_m, el error estándar, es, entonces, $s_m = s / \sqrt{n}$.

Ahora es posible utilizar el error estándar para obtener un cálculo de la fiabilidad de la media muestral (m). Dado que la media muestral sigue una distribución normal y teniendo en cuenta la *regla empírica* mencionada con anterioridad, la región 2,0 $s / \sqrt{n}$ por debajo y 2,0 $s / \sqrt{n}$ por encima de μ incluirá un 95 por ciento de los cálculos de m del tamaño muestral n. Otra manera de expresar esta afirmación de forma simbólica es:

$$P\ [m - (2{,}0\ s / \sqrt{n}\ ) \leq \mu \leq m + (2{,}0\ s / \sqrt{n}\ )] = 0{,}95$$

donde P es la probabilidad, m es la media muestral, $s / \sqrt{n}$ es el cálculo del error estándar y μ es la media poblacional.

Para el ejemplo de las longitudes del pico en la muestra de nueve jilgueros canarios, presentado en Cuantificando la ecología 2.1: Estadística descriptiva, el cálculo se realiza de la siguiente manera:

$$m = 9{,}3;\ s = 0{,}71;\ n = 9$$

$$s_m = \frac{s}{\sqrt{n}} = \frac{0{,}71}{3} = 0{,}237$$

$$P\ [9{,}3 - (2{,}0 \times 0{,}237) \leq \mu \leq 9{,}3$$
$$+ (2{,}0 \times 0{,}237)] = 0{,}95$$
$$P\ [8{,}826 \leq \mu \leq 9{,}774 = 0{,}95$$

Existe un 95 por ciento de probabilidad de que la verdadera media poblacional (μ) se encuentre entre los valores de 8,826 y 9,977 mm. Este rango de valores se denomina el **intervalo de confianza**. En este ejemplo, es el intervalo de confianza del 95 por ciento. Se podrían haber calculado con la misma facilidad los intervalos de confianza correspondientes al 68 por ciento (± 1 error estándar) o al 99,7 por ciento (± 3 errores estándar) mediante la *regla empírica* expuesta anteriormente.

Cabe señalar de la ecuación para el cálculo del error estándar ($s/\sqrt{n}$) que el error estándar disminuye ante el incremento del tamaño muestral (n), por lo que es posible mejorar el cálculo del error muestral y reducir el rango del intervalo de confianza al aumentar la cantidad de observaciones (muestras) tomadas en el cálculo de la media y la desviación estándar de la población en estudio.

En la realidad, la *regla empírica* mencionada con anterioridad se aplica sólo a la verdadera desviación estándar poblacional (σ) y el error estándar (σ_{m}). Cuando se calculan estos valores de la muestra, la distribución puede desviarse ligeramente de la distribución normal estándar. La distribución estimada basada en el cálculo muestral del error estándar ($\mathrm{s_m}$) se denomina **distribución *t***. Al igual que la distribución normal, la distribución t es simétrica alrededor de la media, aunque difiere en que adopta distintas formas dependiendo de la cantidad de grados de libertad. Por grados de libertad (cuya abreviación es *g.l.*) se entiende la cantidad $n - 1$, en la que n es el tamaño de la muestra en la que se basa el cálculo de la desviación estándar. El valor de t para el tamaño muestral 9 (*g.l.* = 8) y un intervalo de confianza del 95 por ciento es en realidad 2,31, en lugar del 2,0 utilizado anteriormente. Los valores de t para los diferentes grados de libertad (tamaños muestrales) pueden encontrarse en cualquier manual de estadística introductorio o en línea (búsqueda: tabla de distribución t). ●

1. La desviación estándar de la muestra de 20 peces luna cuyas longitudes corporales se presentaron en Cuantificando la ecología 1.2: Visualización de datos ecológicos es 4,11. ¿Cuál es el error estándar de la media para esta muestra?
2. Con un valor de $t = 2{,}09$, calcule el intervalo de confianza del 95 por ciento para la media poblacional de las longitudes del pico de los jilgueros canario.

Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para revisar los intervalos de confianza y comparar muestras empleando la prueba t.

otra. Mendel vivía y trabajaba en la abadía de Brunn, Austria (hoy la ciudad de Brno en República Checa). Las plantas del guisante que Mendel eligió para los experimentos contaban con dos características que las hacían ideales para su estudio. En primer lugar, formaban diversas variedades que podían distinguirse con facilidad gracias a características

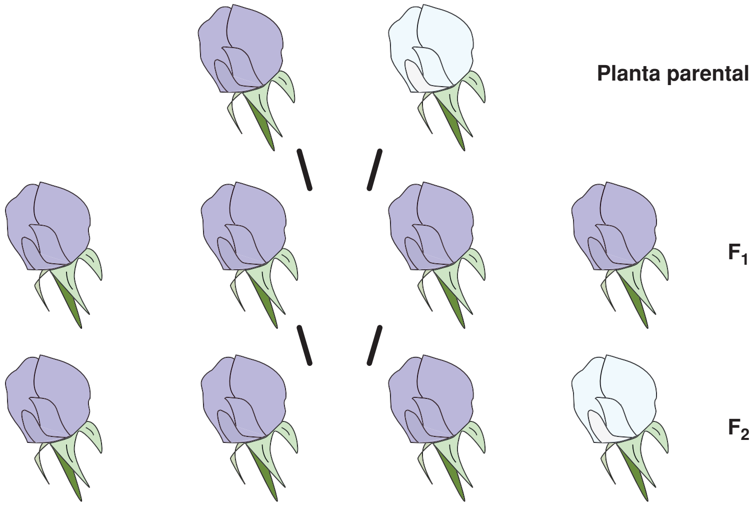


Figura 2.6 | Mendel estudió el carácter hereditario del color de las flores de tres generaciones. Las plantas parentales violetas y blancas que eran "de raza pura" se cruzaron para dar origen a la generación F_1, que fueron todas flores violetas. Cuando se cruzó a los individuos de la generación F_1, la descendencia de la generación F_2 resultante presentó una proporción de 3:1 de individuos violetas contra blancos.

como el color de la flor, el tamaño y la forma de semillas y vainas, y la longitud del tallo. En segundo lugar, Mendel podía mantener un estricto control sobre la reproducción de las plantas. Podía permitir que una planta se autofertilizara (el polen fertiliza el huevo de la misma flor) o podía fertilizarla de forma cruzada con otro ejemplar de su elección.

Mendel estudió las plantas hasta que tuvo la certeza de que obtenía variedades para las cuales la autofertilización producía descendencia con características idénticas a las de los progenitores. Por ejemplo, identificó una variedad de flores violetas que, cuando se autofertilizaban, producían plantas con flores violetas únicamente. Según la terminología de hibridación de plantas, éstas producirían «descendencia de línea pura». Así, Mendel estaba listo para analizar qué pasaría si cruzaba variedades con diferentes características. Por ejemplo, ¿qué sucedería si cruzara una planta con flores violetas con una de flores blancas (Figura 2.6)? Mendel descubrió que las plantas producidas en este cruce (reproducción), denominadas *generación* F_1 (la letra F se refiere a filial por la palabra *hijo* en latín), eran todas flores violetas. La pregunta que se hizo Mendel fue: ¿qué sucedió con las características de las flores blancas?

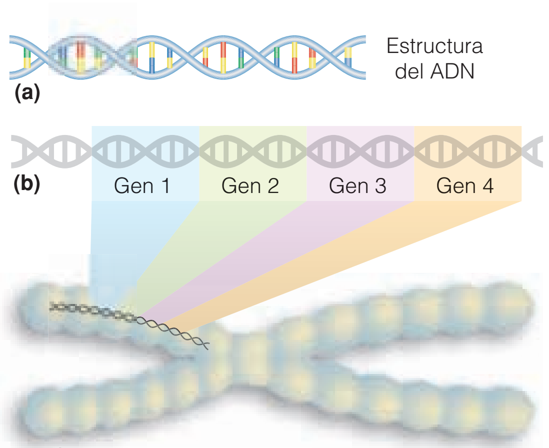
Cuando Mendel luego cruzó a los individuos de la generación F_1, encontró la respuesta. De las 929 plantas producidas por estos cruces (denominadas generación F_2), 705 (aproximadamente un 75 por ciento) eran flores violetas, mientras que 224 (aproximadamente un 25 por ciento) eran blancas. A partir de estos experimentos, Mendel llegó a la conclusión de que el factor heredable de las flores blancas no se había perdido en la generación F_1, sino que el factor heredable de las flores violetas era el color de flor dominante. Asimismo, dedujo que las plantas deben de llevar dos factores para la característica del color de la flor, teniendo en cuenta que, aun cuando la totalidad de las plantas F_1 eran flores violetas, podían transmitir de todos modos la característica de las flores blancas a la generación siguiente. De los resultados experimentales Mendel sacó las siguientes conclusiones:

1. Existen formas alternativas de las unidades que controlan las características heredables (como el color de la flor).
2. Para cada característica heredada los organismos cuentan con dos unidades, una de cada progenitor (una del huevo y otra del espermatozoide). Estas unidades pueden ser iguales (violeta y violeta, o blanca y blanca) o diferentes (violeta y blanca).
3. Cuando las dos unidades son diferentes, una se expresa por completo, mientras que la otra no presenta efectos observables en la apariencia externa del organismo. La unidad que se expresa se denomina la **dominante** (violeta) y la otra se conoce como la **recesiva** (blanca).

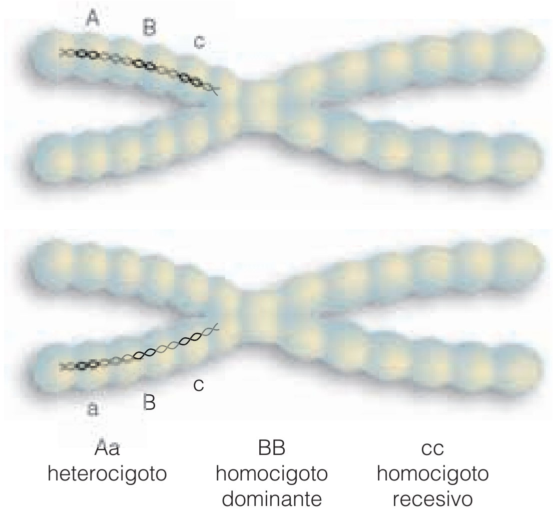
Es posible que hayan notado que hasta el momento hemos evitado utilizar el término *gen* (o *alelo*), empleando en cambio la palabra *unidad*. Esto se ha hecho intencionadamente. Si bien el trabajo de Mendel había establecido un grupo de normas con respecto a la herencia de características, aún era incierta la naturaleza de estas unidades de transmisión. No obstante, como suele ocurrir en la ciencia, si bien el horizonte era desconocido, se había determinado el curso a seguir gracias a los resultados obtenidos por los experimentos de Mendel.

2.3 | Los genes son las unidades de la herencia

Los experimentos de Mendel habían proporcionado las normas, pero ¿cuál era la unidad de transmisión? La búsqueda



(c) Cromosoma con la indicación de la ubicación de los genes



(d) Par homólogo de cromosomas con genes homólogos (alelos)

Figura 2.7 | **(a)** Estructura de la doble hélice del ADN. **(b)** Los genes son tramos específicos de la molécula de ADN que programan la producción y función de las proteínas. **(c)** Los genes se encuentran en estructuras alargadas y fusiformes denominadas cromosomas. **(d)** Los cromosomas se encuentran en pares, llamados cromosomas homólogos. Debido a que esto ocurre en las células, los alelos también forman pares. Los miembros de un par de alelos ocupan el mismo locus en los cromosomas homólogos.

de la respuesta a esta pregunta dejó un camino de conocimientos acumulados que luego formarían los cimientos de la genética moderna. Este camino finalmente llegó a su fin en abril de 1953 cuando James Watson y Francis Crick publicaron un manuscrito de dos páginas en la revista *Nature*, que resumía su modelo para la estructura del **ADN** (ácido desoxirribonucleico).

En la raíz de todas las similitudes y diferencias entre los organismos se encuentra la información contenida en las moléculas de ADN. Todas las células tienen ADN y la manera en que se codifica la información es la misma para todos los organismos. La estructura del ADN consiste en una doble hélice (Figura 2.7), compuesta por cuatro tipos de compuestos químicos denominados nucleótidos. Todos los ADN se componen de estos cuatro nucleótidos, y la característica de cada especie varía únicamente en la secuencia de dichos nucleótidos. El ADN se encuentra dentro de estructuras alargadas fusiformes denominadas **cromosomas**.

Los cromosomas se encuentran en pares llamados **cromosomas homólogos**. Cada cromosoma porta el ADN que se organiza en subunidades discretas, o **genes**, que constituyen las unidades de información de la molécula de ADN (véase la Figura 2.7). Las formas alternativas de un gen se denominan **alelos** (originalmente se denominaron alelomorfos; del griego, *diferente forma*). Por ejemplo, la unidad de herencia que controlaba la expresión del color de la flor en los experimentos de Mendel era un alelo. Debido a que los cromosomas forman pares en las células, los alelos también se encuentran a pares. La posición que ocupan en un cromosoma se llama **locus**. Los miembros de los pares de alelos ocupan el mismo locus en los cromosomas homólogos. Si los alelos que ocupan el mismo locus en los cromosomas homólogos son idénticos, los individuos que los poseen se denominan **homocigotos**. Si los alelos difieren, el individuo se llama **heterocigoto**. En este caso, si un alelo se expresa por completo mientras que el otro no presenta efectos observables, el primero se denomina alelo dominante, como el de las flores violetas del experimento de Mendel, mientras que el oculto sin expresar se llama alelo recesivo (el de las flores blancas). Si la expresión física del individuo heterocigoto es intermedia a aquella de los homocigotos, se dice que el locus presenta **dominancia incompleta**.

Ahora es posible retomar los resultados de los experimentos de Mendel descritos en la Figura 2.6 y emplear la terminología de la genética moderna (Figura 2.8). Dado que las plantas parentales iniciales producen «descendencia de raza pura», sabemos que ambas son homocigotas. Si definimos el alelo dominante, el gen de las flores violetas, como *P*, y el alelo recesivo de las flores blancas como *w*, las plantas de flores blancas serían *ww*, mientras que aquellas de flores violetas serían *PP*. Esta situación permite garantizar que la descendencia, que recibe un alelo de cada progenitor, sea heterocigota, es decir, *Pw*. Debido a que el gen de la flor violeta es el dominante, todas las plantas de la generación F_1 presentarán la expresión física de flores violetas.

Cuando se cruzan los individuos de la generación F_1, el resultado posible difiere. Dado que ambos progenitores son heterocigotos (*Pw*), cada uno cuenta con la misma probabilidad de aportar un gen para el color violeta (*P*) o el blanco (*w*). El resultado de este cruce (generación F_2), expresado en términos de proporción de descendencia total, será 0,5 heterocigoto *Pw*, 0,25 homocigoto dominante *PP* y 0,25 homocigoto *ww*. En términos de expresión física, esto se trasladaría a las proporciones de 0,75 de individuos con flo-

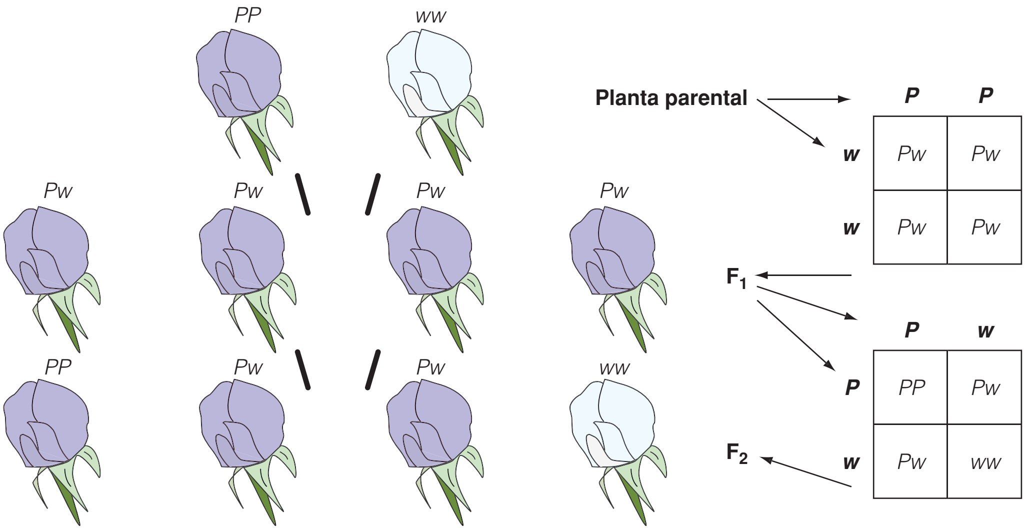


Figura 2.8 | Ilustración más detallada del experimento de Mendel descrito en la Figura 2.6. Se señala el genotipo de cada planta en las tres generaciones (planta parental, F_1 y F_2). Los alelos de la flor violeta y blanca son el dominante y el recesivo, respectivamente. Cada planta presenta dos alelos que controlan el color de la flor. Cuando se cruzan ambas plantas, cada progenitor aporta un alelo a la descendencia. El progenitor homocigoto puede, por lo tanto, aportar una sola forma de alelo (*P* o *w*), mientras que el heterocigoto tiene la misma probabilidad de aportar un alelo dominante que uno recesivo. Cabe destacar que, si bien la proporción de diferentes genotipos varía de una generación a otra en este experimento, la frecuencia génica de cada generación (la proporción de alelos *P* y *w*) es la misma.

res violetas y 0,25 de individuos con flores blancas, como observó Mendel (véase el Apartado 2.2, Figura 2.6).

La suma de la información hereditaria (genes) que lleva consigo el individuo se denomina **genotipo**. El conjunto total de genes de todos los individuos de una población en un momento dado se conoce como el **pool genético**. El genotipo determina el desarrollo y produce la estructura morfológica, fisiológica y conductual del individuo. La expresión externa y observable del genotipo es el **fenotipo**, como el color de flor en las plantas del guisante de Mendel. La capacidad de un genotipo de producir determinado conjunto de expresiones fenotípicas en diferentes condiciones ambientales se denomina **plasticidad fenotípica**. Algunos genotipos presentan un limitado espectro de reacciones frente a las condiciones ambientales y, como consecuencia, producen expresiones fenotípicas sumamente estables. Algunos de los mejores ejemplos de plasticidad fenotípica se observan en las plantas. El tamaño de la planta, la proporción entre el tejido reproductivo y el vegetativo e incluso la forma de la hoja pueden variar enormemente de acuerdo con los diferentes niveles de nutrición, luminosidad y humedad (Figura 2.9).

2.4 | La variación genética es el ingrediente esencial para la selección natural

Una de las muchas ideas brillantes que tuvo Charles Darwin fue el enfoque sobre la variación entre los individuos de una misma especie. Los contemporáneos de Darwin consideraban que la variación entre individuos, en lugar de ser una regla, era mas bien una excepción. Si bien los criadores utilizaban la variación entre individuos para crear las diferentes variedades de plantas y animales domésticos, éstas se consideraban como algo relativamente inestable: el producto de una cuidadosa selección y cruce de individuos. Si se las dejaba al azar, estas variedades volverían a la forma original de la especie parental. De hecho, la naturaleza inestable de las variedades domésticas se empleaba como argumento para defender la diferenciación original y permanente de las especies. Darwin tenía otra perspectiva sobre la variación entre individuos: ésta no era la excepción sino la regla; era el ingrediente esencial de la selección natural.

Las principales fuentes de variación genética son la mutación y la recombinación genética en la reproducción sexual. Las **mutaciones** son cambios heredables en un gen o un cromosoma. El término *mutación* hace referencia tanto al proceso de alteración de un gen o cromosoma como al producto, es decir, el estado modificado de dicho gen o cromosoma. La mayoría de los cambios en los caracteres fenotípicos pueden atribuirse a modificaciones en las enzimas y proteínas y, por lo tanto, a alteraciones en las secuencias de ADN que las codifican.

Las mutaciones puntuales son cambios químicos que tienen lugar en un solo nucleótido de un solo gen (véase la Figura 2.7). Si se produce una mutación puntual en un gameto (huevo o espermatozoide), éste puede transmitirse

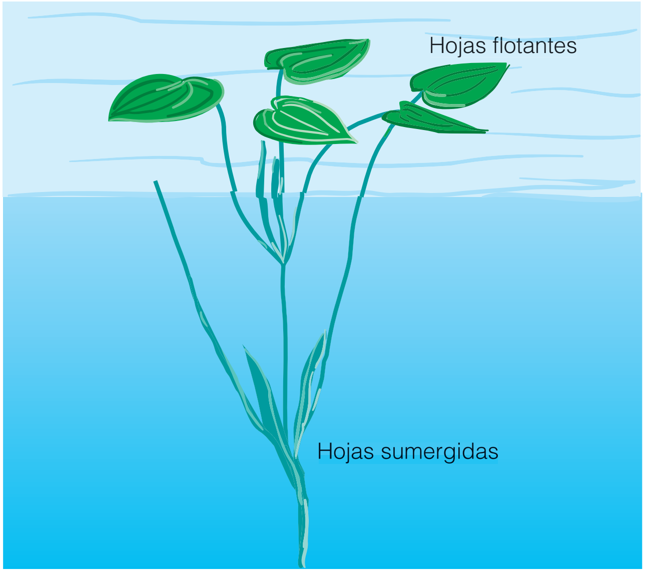


Figura 2.9 | Plasticidad en la forma de la hoja en respuesta a las condiciones ambientales. La espiga de agua *(Potamogeton)* presenta hojas con forma de lanza bajo el agua, en respuesta a los movimientos subacuáticos, y hojas anchas con forma de corazón que flotan en la superficie.

a la descendencia y a una sucesión de generaciones futuras. La mayoría de las mutaciones de un solo gen ejercen efectos reducidos o poco evidentes en el fenotipo. Las mutaciones de este tipo que ocasionan importantes consecuencias son, por lo general, perjudiciales. Las mutaciones genéticas son fundamentales debido a que aportan variabilidad al pool genético. Un ejemplo de mutación de un solo gen es el albinismo en los ratones. Éste es la ausencia total de pigmento en el pelaje y el iris de los ojos, lo que produce un pelaje blanco y ojos rosados. Este gen es recesivo y produce descendencia de raza pura cuando se aparean entre albinos.

Las mutaciones cromosómicas pueden surgir de una alteración estructural o numérica de los cromosomas. Las primeras implican la duplicación, transposición (cambio de orden o posición) o supresión de parte de un cromosoma. Estos cambios producen condiciones fenotípicas anormales. La alteración numérica de los cromosomas puede ocurrir de dos maneras: (1) duplicación parcial o total de los cromosomas o (2) supresión de uno o más cromosomas. La poliploidía, es decir, la duplicación de grupos enteros de cromosomas, se analiza en el Apartado 2.7.

No cabe duda de que la mayoría de los casos de variación genética entre individuos de una población tiene lugar en las especies que se reproducen sexualmente. En la **reproducción sexual**, dos individuos producen gametos (huevo y espermatozoide) haploides (la mitad de la cantidad normal de cromosomas) que se combinan para formar una célula diploide, o cigoto, que cuenta con un conjunto completo de cromosomas. Dado que el número de combinaciones genéticas posibles es enorme, la recombinación constituye una de las primeras y principales fuentes de variación genética en la descendencia. En el caso de los humanos, la cantidad de combinaciones cromosómicas únicas posibles que pueden surgir de un huevo o espermatozoide es de aproximadamente 8 millones. No obstante, no todos los organismos se reproducen sexualmente.

La **reproducción asexual** es la producción de descendencia a partir de un único progenitor, sin la participación de un huevo o espermatozoide. Si bien puede llevarse a cabo de diversas maneras, en todos los casos crea descendencia que es genéticamente idéntica al progenitor (véase el Capítulo 8 para leer un análisis pormenorizado y ver más ejemplos). Sin mutación, todo es igual a sí mismo.

Si bien Darwin comprendió que era la variación heredable lo que permitía la selección natural, no logró encontrar una explicación precisa del mecanismo que daba origen a las variaciones observables en los individuos de una misma especie. Aunque el trabajo de Gregor Mendel se publicó sólo 6 años después de la publicación de *El origen de las especies*, sus descubrimientos fueron prácticamente desconocidos hasta 1900, unos 18 años después del fallecimiento de Darwin.

2.5 | La evolución es una modificación en la frecuencia génica

Darwin no empleó el término *evolución* en la primera edición de *El origen de las especies*. En su lugar, habló de «descendencia con modificaciones». La palabra evolución (procedente del latín *evolvere*, «desplegar») se había vuelto un término habitual en la época de Darwin que implicaba la aparición ordenada de una serie de sucesos. Se vinculaba con el concepto de progreso, es decir, un cambio direccional que representaba el desarrollo de algo simple a algo complejo. Daba a entender el mismo concepto de «propósito dirigido» que los antecesores de Darwin habían empleado y que éste último deseaba disipar con la teoría de la selección natural (véase el Apartado 2.2).

Si bien por lo general la utilización del término *evolución* aún implica un cambio direccional, la definición biológica se aplica específicamente a la modificación genética y no implica dirección o propósito. En el sentido más amplio, la **evolución** es una alteración en las frecuencias génicas de una población (o especie) a lo largo del tiempo. Si bien los genes se transmiten de un individuo a otro, del progenitor a la descendencia, los individuos en sí no evolucionan, sino que evoluciona la población. El enfoque de la evolución se sitúa en el pool genético, el conjunto total. Para ilustrar este punto, retomaremos los experimentos de Mendel de la Figura 2.8.

La proporción de individuos en cada uno de los tres genotipos posibles (como se representa mediante la característica del color de la flor) cambia de una generación a otra (planta parental, F_1, F_2). Las frecuencias génicas (la proporción de genes *P* y *w* en la población), sin embargo, no se modifican. Tanto *P* como *w* tendrán la misma proporción de generación en generación: 0,5 *P* y 0,5 *w*. No importa cuántas generaciones futuras se calculen, la frecuencia de cada gen (*P* y *w*) permanecerá estable salvo que se vea afectado por otros agentes. Esta regla se conoce como el **principio de Hardy-Weinberg**, en honor a los dos científicos que lo establecieron en 1908. Más específicamente, el principio afirma que las frecuencias génicas no se alterarán en las generaciones siguientes de una población que se reproduce sexualmente si se mantienen las siguientes condiciones: (1) el apareamiento se hace al azar, (2) no se producen mutaciones, (3) la población es numerosa, de modo que las modificaciones azarosas en las frecuencias génicas no son significativas, (4) no se produce selección natural y (5) no se producen migraciones (entradas y salidas de individuos y, por lo tanto, de genes en la población). En la población de plantas representada en los experimentos de Mendel, las frecuencias de los diferentes genotipos cambiaban a lo largo del tiempo (generaciones), al igual que los fenotipos, lo que dio lugar a una sucesión de colores, de violeta y blanco a violeta sólo y nuevamente a violeta y blanco. No obstante, como dedujo Mendel, la variación en el color de su jardín no implicó una alteración en la frecuencia génica (o unidades de herencia según la terminología empleada por Mendel). En las poblaciones naturales, sin embargo, las condiciones exigidas por el principio de Hardy-Weinberg nunca se cumplen del todo. Se producen mutaciones, el apareamiento no es al azar, los individuos se mueven entre diferentes poblaciones y se produce una selección natural. Todas estas circunstancias alteran las frecuencias génicas de una generación a otra, dando como resultado la evolución. La selección natural es, de hecho, la selección (supervivencia y reproducción diferenciales) a favor de un genotipo en lugar de otro, lo que conduce a una modificación en las frecuencias génicas. La belleza del concepto de evolución por selección natural radica en que no requiere una dirección o causa final, sino que se guía por modificaciones azarosas en la secuencia de los cuatro nucleótidos de ADN que constituyen la característica de cada organismo en particular, limitadas únicamente por la necesidad de supervivencia y reproducción: la transmisión de ese ADN a las generaciones siguientes.

2.6 | El concepto de especie se basa en el aislamiento genético

La comprensión de los fundamentos genéticos de la herencia cambió el concepto de especie. Con una guía de identificación en mano, es posible diferenciar un mirlo de un zorzal o un roble blanco de un roble americano. Cada organismo presenta rasgos físicos que los distingue. Cada uno es una entidad, una unidad separada, a la que se ha asignado un nombre. Ésa es la manera en que Carl von Linné (Linneo; 1707-1778), quien estableció nuestro sistema de clasificación binomial, consideraba las plantas y los animales. Al igual que otros de sus contemporáneos, creía que los distintos organismos eran unidades fijas e inmutables, los llamados productos de creación especial. Se diferenciaban en color, patrón, estructura, proporción y otras características. Según estos criterios, los naturalistas como Charles Darwin describían, separaban y organizaban las especies en grupos. Cada especie era diferente. Se permitía cierto grado de variación, aunque las variantes se consideraban azarosas. Este concepto clásico de **especie morfológica** sigue vigente y resulta útil y necesario para clasificar la inmensa cantidad de plantas y animales. Constituye la base de las descripciones de organismos incluidas en las guías de identificación (Figura 2.10). No obstante, si las diferencias observadas en los rasgos físicos que se emplean para distinguir a las especies son el resultado de diferencias genéticas entre las poblaciones, la definición de especie debe identificar la manera en que se mantienen dichas diferencias genéticas.

El biólogo evolutivo Ernst Mayr propuso el concepto de **especie biológica**, un grupo de poblaciones cuyos individuos presentan el potencial de cruzarse y producir descendencia fértil. Esta definición de especie implica el aislamiento reproductivo y, dado que la reproducción es el método de transmisión de información genética (ADN), también implica el aislamiento genético.

Cada primavera se observa una febril actividad de cortejo y apareamiento en los bosques y campos. Los peces nadan a zonas de desove, los anfibios migran a zonas de cría y las aves cantan. En medio de este frenesí de actividades, cada especie permanece separada del resto. Los gorriones cantores se aparean con gorriones cantores, los salvelinos con salvelinos, las ranas de la madera con ranas de la madera: se producen pocos errores, incluso entre especies en apariencia similares. Sin embargo, ¿qué es lo que mantiene el aislamiento reproductivo de las poblaciones, dando lugar a especies diferentes?

Los métodos por los cuales las distintas especies se diferencian se denominan **mecanismos de aislamiento** (o **barreras reproductivas**): mecanismos que limitan el intercambio genético entre poblaciones. Incluyen rasgos morfológicos, características conductuales, condiciones ecológicas e incompatibilidad genética. Los mecanismos de aislamiento pueden ser precopulatorios o postcopulatorios. Los **mecanismos precopulatorios**, que evitan el apareamiento entre individuos de diferentes especies, incluyen la selección de hábitat, el aislamiento temporal, el comportamiento y la incompatibilidad mecánica o estructural. Los **mecanismos postcopulatorios** reducen el éxito de supervivencia o reproducción de la descendencia que pueda surgir del apareamiento de individuos de dos especies distintas.

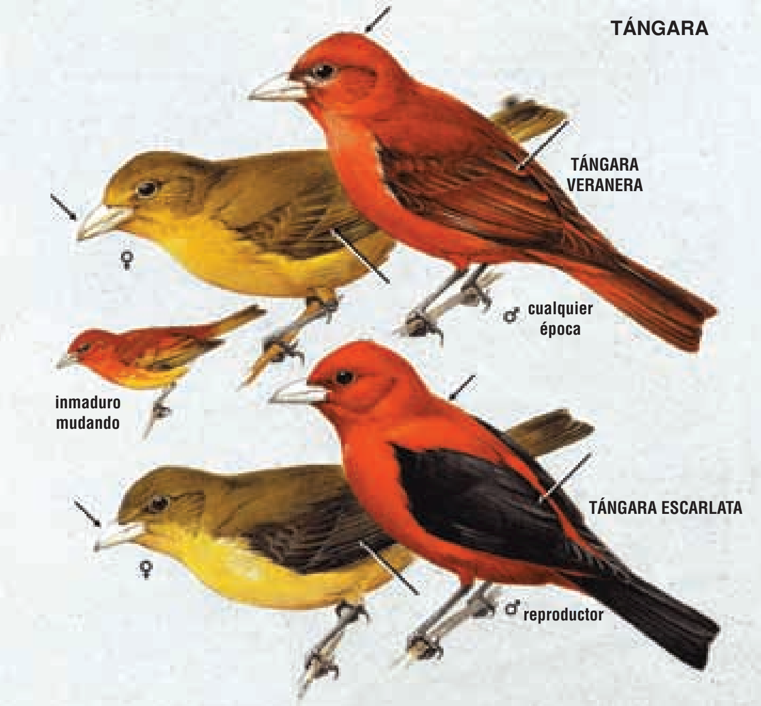


Figura 2.10 | Ilustración de *Field Guide to the Birds* de Roger Tory Peterson, que identifica los rasgos físicos empleados para distinguir a las diversas especies de tángara (*Thraupidae*).

Si dos compañeros potenciales en condiciones de apareamiento no tienen oportunidad de encontrarse, es poco probable que se crucen. Tal es el caso cuando dos especies estrechamente vinculadas coexisten en la misma zona geográfica pero usan diferentes hábitats (ambientes locales). El aislamiento por diferencias en el hábitat es habitual en las ranas y los sapos. Los diferentes sitios de llamada y apareamiento para las ranas y los sapos, que se aparean de forma simultánea, ayudan a mantener separadas a las especies. Si bien las ranas de coro de montaña americana (*Pseudoacris triseriata feriarum*) y su pariente cercano, la rana de coro sureña (*Pseudoacris nigrata*), se crían en la misma charca, los machos que llaman tienden a dispersarse en diferentes ubicaciones del estanque (Figura 2.11). La rana de coro sureña llama desde un lugar oculto en la base de macizos de hierba o desechos vegetales, mientras que la rana de coro de montaña americana llama desde una ubicación más abierta.

El aislamiento temporal (diferencias en la estación de cría y floración) funciona para aislar a especies que se desarrollan en la misma zona geográfica del hábitat. El sapo americano (*Bufo americanus*) se aparea a comienzos de la primavera, mientras que el sapo de Fowler (*Bufo woodhousei fowleri*) lo hace unas semanas después.

Las barreras conductuales (diferencias en el comportamiento de cortejo y apareamiento) constituyen importantes mecanismos de aislamiento. Los machos de muchos animales cuentan con exhibiciones de cortejo específicas, a las cuales, en la mayoría de los casos, sólo responden las hembras de la misma especie. Estas exhibiciones incluyen estímulos visuales, auditivos y químicos. Algunos insectos, como determinadas especies de mariposa y moscas de la fruta, y ciertos mamíferos, poseen fragancias propias de la especie. Las aves, ranas y sapos, algunos peces e insectos cantores como grillos, saltamontes y cigarras, producen sonidos específicos que atraen a la especie «correcta». Las señales visuales están altamente desarrolladas en las aves y algunos peces. En el caso de los insectos, los patrones de vuelo y destello de las luciérnagas en una noche de verano son estímulos visuales poco frecuentes. Las señales de luz que emiten las distintas especies varían en cuanto al ritmo, brillo y color, que puede ser blanco, azul, verde, amarillo, naranja o rojo.

Los mecanismos de aislamiento mecánico impiden la copulación o polinización entre especies estrechamente emparentadas. Si bien el aislamiento mecánico rara vez constituye una barrera para el intercambio genético entre los animales, las diferencias en la estructura floral y los complejos mecanismos de polinización cruzada son frecuentes en las plantas.

Incluso cuando dos individuos de distintas especies logran aparearse, en general las diferencias genéticas no permiten que se produzca la fertilización. Si esto tuviera lugar, no obstante, hay otras barreras genéticas que funcionarían como mecanismos poscopulatorios y mantendrían el aislamiento entre los dos *pools* genéticos. La descendencia que surge como resultado del apareamiento entre dos especies diferentes se denomina **híbrido**. En la mayoría de los casos, los híbridos no son viables y mueren. En otros casos sobreviven pero son estériles, incapaces de producir

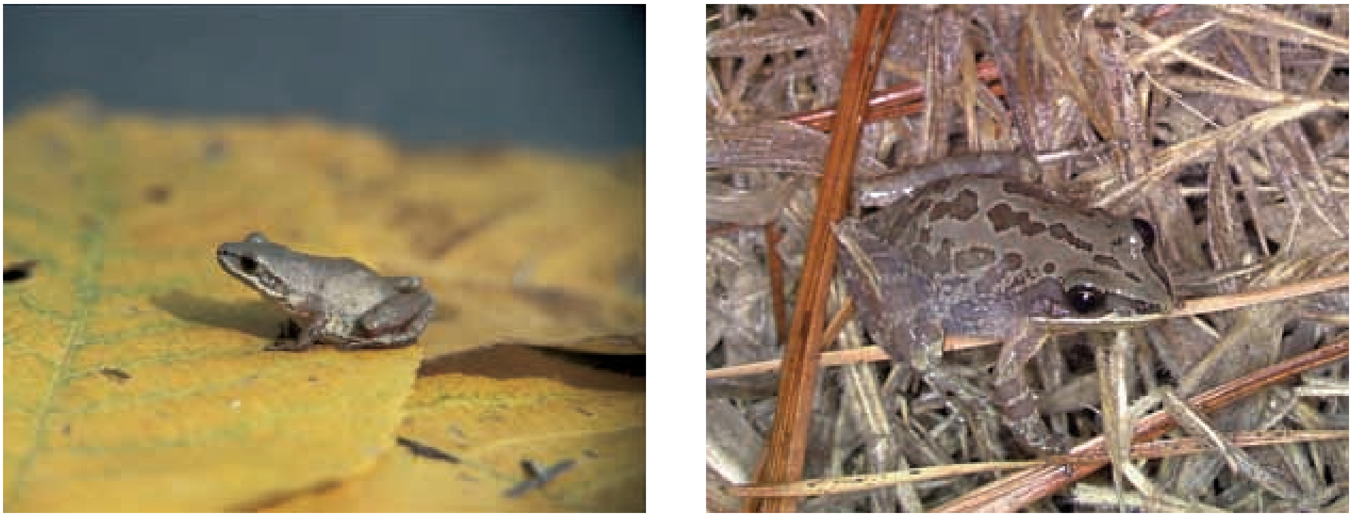


Figura 2.11 | **(a)** La rana de coro de montaña americana (*Pseudoacris triseriata feriarum*) y su pariente cercano, **(b)** la rana de coro sureña (*Pseudoacris nigrata*) se aparean en las mismas charcas, aunque los machos que llaman tienden a dispersarse en diferentes ubicaciones en el estanque.

descendencia propia. Tal es el caso de la mula, que es un cruce entre una yegua y un burro. Dado que la mula no es capaz de reproducirse, le es imposible transmitir la información genética a generaciones futuras.

Otro factor adicional es un elemento clave para el aislamiento reproductivo y el mantenimiento de las diferentes especies: el aislamiento geográfico. Las especies pueden ser simpátricas o alopátricas. Las especies **simpátricas** ocupan la misma zona al mismo tiempo, de modo que tienen la oportunidad de cruzarse. Las especies **alopátricas** ocupan zonas separadas en el tiempo o en el espacio. Debido a que los individuos de las especies alopátricas no tienen contacto físico entre sí, no existen señales de que puedan cruzarse. Así, sólo podría ponerse a prueba el aislamiento reproductivo si se rompieran las barreras y se les permitiera juntarse. Con frecuencia, el aislamiento geográfico es el único mecanismo de aislamiento reproductivo en dos especies similares pero alopátricas, y sin esa barrera ambas especies funcionan como una sola. Tal es el caso, por ejemplo, del picamadero alirrojo americano (*Colaptes cafer*) y el picamadero aliamarillo americano (*Colaptes auratus*) (Figura 2.12). Si se toma una guía de aves antigua, como las series de Audubon o Peterson (de alrededor de 1940 a la década de 1960), se observarán fotografías y descripciones de las dos especies. No obstante, si se analizan las ediciones actuales, se podrá comprobar que ambas se han unido en una sola especie conocida como carpintero (*Colaptes auratus*). Históricamente las dos especies habitaban en diferentes zonas geográficas: el picamadero alirrojo americano vivía al oeste del picamadero aliamarillo americano. Con el transcurso del tiempo, la distribución de ambas especies se expandió y coincidieron (se volvieron simpátricas), y comenzaron a cruzarse y a producir descendencia viable (híbridos). Como consecuencia, hoy en día se las clasifica como una única especie. Además de ser un mecanismo que mantiene el aislamiento reproductivo entre especies estrechamente emparentadas, el aislamiento geográfico es también un importante factor en el proceso mediante el cual surgen nuevas especies.

2.7 | El proceso de especiación incluye el desarrollo del aislamiento reproductivo

Como la hipótesis que Darwin formuló en *El origen de las especies*, la especiación supone la divergencia de las especies existentes mediante la selección natural. El paso clave en el origen de una especie es el punto en el que el pool genético de una población se aísla de otras poblaciones de la especie parental y desaparece el intercambio genético. Una vez que el pool genético de la subpoblación logra aislarse, seguirá un desarrollo propio a medida que surgen modificaciones genéticas por la selección natural y la mutación. El proceso de especiación puede clasificarse en dos modelos en función de la relación geográfica de la subpoblación con respecto a la población parental. Si la subpoblación se encuentra geográficamente aislada de la población original por una barrera física externa como la topografía, el agua (o tierra) o un hábitat desfavorable, se denomina **especiación alopátrica**. Si la subpoblación se aísla de forma reproductiva en la presencia de la población parental, se llama **especiación simpátrica**.

El primer paso en la especiación alopátrica, o especiación geográfica, como se denomina en ocasiones, es la división de una única población intercruzada en dos poblaciones espacialmente aisladas, tomando cada una su propio camino evolutivo (Figura 2.13a). Imaginemos un terreno cálido y seco,

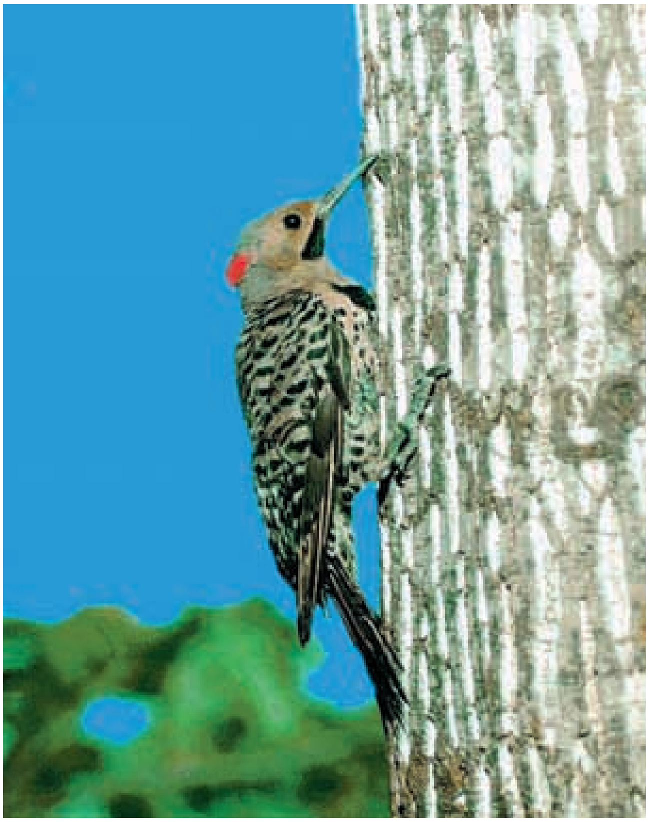


Figura 2.12 | Carpinteros: la forma oriental del picamadero aliamarillo americano presenta un revestimiento del ala y una superficie debajo de la cola de color amarillento, así como un rostro gris con un bigote negro.

habitado por diferentes especies. En algún punto de las eras geológicas se elevan las montañas y la tierra se hunde y se inunda de agua. Esta acción divide el terreno y separa de forma física un segmento de la especie A del resto de la población. La nueva población aislada se convertirá en la subpoblación A' y ahora habita en un lugar de clima fresco y húmedo.

Dado que sólo representa un subgrupo del *pool* genético de la especie A, la población A' presentará ligeras diferencias genéticas. Las condiciones climáticas y las fuerzas selectivas en las cuales vive ahora esta población son diferentes. La selección natural favorecerá a los individuos mejor adaptados al clima fresco y húmedo. Una selección similar por un clima cálido y seco permanecerá en la población A del terreno original. Con distintas fuerzas de selección actuando sobre ellas, ambas poblaciones se diferenciarán. Además de la divergencia genética, es posible que se observen modificaciones en la fisiología, la morfología, el color y el comportamiento, lo cual conducirá a crecientes diferencias externas.

Si la barrera geológica se rompe y las dos poblaciones se vuelven a unir antes de que la selección natural haya producido diferencias que causen el aislamiento reproductivo, es posible que ambas se mezclen y se unan nuevamente en un único *pool* genético (Figura 2.13b). Sin embargo, si sur-

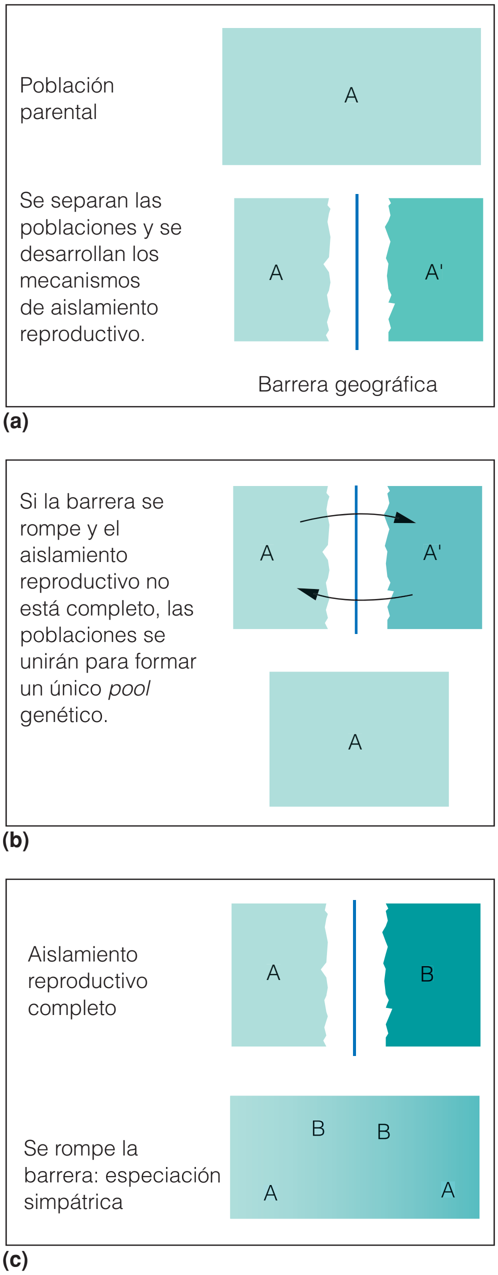

Población parental
A
Se separan las poblaciones y se desarrollan los mecanismos de aislamiento reproductivo.
A
A'
Barrera geográfica
(a)
Si la barrera se rompe y el aislamiento reproductivo no está completo, las poblaciones se unirán para formar un único *pool* genético.
A
A'
A
(b)
Aislamiento reproductivo completo
A
B
Se rompe la barrera: especiación simpátrica
B
B
A
A
(c)

Figura 2.13 | Tipos de especiación: **(a)** la especiación alopátrica o geográfica se produce cuando dos poblaciones se aíslan una de la otra por un largo período de tiempo. El primer paso en la especiación tiene lugar cuando la especie A se divide en dos poblaciones a causa de una barrera geográfica: A y A'. **(b)** En este momento, si se desarrollan suficientes diferencias antes de que se rompa la barrera, pero los mecanismos de aislamiento están incompletos, se forman híbridos. **(c)** Cuando los mecanismos de aislamiento reproductivo se completan, la población A' ha evolucionado para convertirse en una nueva especie B. Si se rompiera la barrera, las especies A y B podrían existir de forma simpátrica.

gen suficientes diferencias como para inhibir el cruce, ambas poblaciones funcionarán como especies diferentes (simpátricas), incluso si se vuelven a encontrar alguna vez (Figura 2.13c).

La especiación simpátrica se produce sin el aislamiento geográfico. Muchas especies de plantas parecen haber surgido de una forma de especiación simpátrica en la cual aparece una nueva especie de forma espontánea. El método de especiación repentina más habitual es un tipo de mutación cromosómica denominada *poliploidía*, es decir, la duplicación del número de cromosomas. Un organismo que presenta una cantidad doble de cromosomas en los gametos (huevo o espermatozoide) no es capaz de producir descendencia fértil con un miembro de la población parental, aunque sí puede hacerlo al aparearse con otro poliploide. Así, un poliploide ya ha alcanzado el aislamiento reproductivo.

Muchas de las plantas que habitualmente se cultivan, como la patata, el trigo, la alfalfa, el café y las gramíneas, entre otras, son poliploides. La poliploidía aparece con frecuencia en las plantas nativas, en las que produce un conjunto de especies, tales como la zarzamora (*Rubus*), los sauces (*Salix*) y los abedules (*Betula*). El lirio azul (*Iris versicolor*) del norte de América del Norte es un poliploide que probablemente se haya originado de otras dos especies, *I. virginica* e *I. setosa*, cuando ambas, en el pasado ampliamente separadas, se encontraron durante el retroceso del casquete polar de Wisconsin (véase el Capítulo 18). La secuoya gigante (*Sequoiadendron giganteum*) (véase la Figura 5.1) es un vestigio poliploide, dado que su especie parental se ha extinguido.

La especiación simpátrica también pudo haber surgido como resultado de la selección disruptiva que favorece a diferentes fenotipos de una población. Cuando existen compromisos en las características necesarias para buscar eficazmente diferentes fuentes de alimento o para ocupar distintos microhabitats, la selección natural puede favorecer a diferentes fenotipos de una población (véase la Figura 2.5 y el ejemplo de la evolución de la especie de espinosos en Perfil de investigadores: Beren Robinson).

2.8 | La variación geográfica en una especie proporciona información sobre el proceso de especiación

Como hemos observado del análisis realizado hasta el momento, dos procesos fundamentales son necesarios para comprender de qué manera la evolución mediante selección natural conduce a la especiación: (1) el modo en que una especie se modifica a lo largo del tiempo y (2) el modo en que una única especie se convierte en dos (o más) especies. El primer proceso, la evolución mediante selección natural, se ha documentado y estudiado de forma exhaustiva en una gran cantidad de especies, incluidos los ejemplos presentados del tamaño del pico de los pinzones de Darwin (véase la Figura 2.3) y el desarrollo de la resistencia a los antibióticos en las poblaciones bacterianas (véase Cuestiones de ecología: La ecología de la resistencia a los antibióticos). El segundo proceso, la especiación, resulta más difícil de observar de forma directa debido a que ocurre en períodos de tiempo mucho más extensos. Como consecuencia, la mayor parte del conocimiento sobre el proceso de especiación se desarrolló mediante el análisis de patrones de variación geográfica en determinadas especies.

Las especies que presentan una distribución geográfica extensa con frecuencia se enfrentan a un amplio rango de condiciones ambientales en comparación con las especies cuya distribución es más limitada. La variación en las condiciones ambientales suele dar lugar a una correspondiente variación en los rasgos morfológicos, fisiológicos y conductuales. En las poblaciones de una única especie que habita distintas regiones con frecuencia surgen diferencias significativas. Cuanto mayores son las distancias que las separan, más pronunciadas suelen ser las diferencias mediante las cuales cada población se adapta al lugar en el que habita. La variación geográfica en una especie puede producir clinas, ecotipos y razas geográficas.

Una **clina** es una modificación mensurable y gradual que se produce en una región geográfica sobre el promedio de algún carácter fenotípico, como el tamaño y la coloración, o un gradiente de la frecuencia fenotípica. Las clinas se suelen relacionar con un gradiente ambiental como la temperatura, la humedad, la luminosidad o la altitud. La variación continua surge como resultado del flujo genético de una población a otra por el gradiente. Dado que las constricciones ambientales que influyen en la selección natural varían en el gradiente, cualquier población del gradiente presentará ciertas diferencias genéticas con respecto a otra y las diferencias aumentarán a medida que se incrementa la distancia entre las poblaciones.

Las diferencias clinales se presentan en el tamaño, las proporciones del cuerpo, la coloración y las adaptaciones fisiológicas de los animales. Por ejemplo, el ciervo de Virginia de América del Norte presenta una variación clinal en el peso corporal. Los ciervos de Virginia de Canadá y el norte de los Estados Unidos son los de mayor peso, dado que superan en promedio los 136 kg. Los individuos de esta especie pesan de media 93 kg en Kansas, 60 kg en Louisiana y 46 kg en Panamá. Los individuos más pequeños de esta especie, los ciervos de los Cayos de Florida, pesan menos de 23 kg.

Las variaciones clinales pueden presentar casos de marcada discontinuidad. Estos cambios repentinos, o clinas escalonadas, en general reflejan alteraciones abruptas en los ambientes locales. Dichas variantes se denominan **ecotipos**. Un ecotipo consiste en una población adaptada a las condiciones ambientales locales propias. Por ejemplo, es posible que la población que habita en la cima de una montaña presente diferencias con respecto a otra población de la misma especie que vive en el valle. Con frecuencia, los ecotipos estarán dispersos como un mosaico en el paisaje. Tal suele ser el caso cuando varios hábitats a los cuales se adapta la especie se repiten en todo el rango de distribución de la especie.

La milenrama, *Achillea millefolium*, es una especie vegetal que se desarrolla en las regiones templadas y subárticas del hemisferio Norte y presenta una cantidad extraordinaria de ecotipos. Presenta considerables variaciones como respuesta de adaptación frente a los diferentes climas de diversas altitudes. Las poblaciones de menor altitud son altas y cuentan con una gran producción de semillas, mientras que las poblaciones de montaña (gran altitud) tienen la característica de ser más pequeñas y producir menos semillas.

En un estudio clásico, los ecólogos vegetales J. Clausen, D. D. Keck y W. M. Hiesey de la universidad de Stanford plantaron las semillas de milenramas que reunieron de diferentes alturas de un transecto en Sierra Nevada en jardines de trasplante ubicados en diversas alturas, desde las tierras bajas a la montaña. Las milenramas procedentes de las grandes altitudes conservaron la baja altura en todos los lugares en donde se plantaron, mientras que los demás ecotipos presentaron cierta plasticidad fenotípica en el crecimiento pero se volvieron de menor tamaño en lugares más elevados.

Los Apalaches del sur destacan por presentar una amplia diversidad de salamandras, fomentada en parte por el terreno escarpado, un conjunto de condiciones ambientales y la capacidad limitada de las salamandras para dispersarse (Figura 2.14). Las poblaciones se aislaron unas de otras, evitando el libre intercambio de genes. Una única especie de salamandra, *Plethodon jordani*, se divide en un número de poblaciones semiaisladas, cada una de las cuales es característica de determinada región montañosa. Los grupos de poblaciones forman **razas geográficas**, separadas por alguna barrera externa (en el caso de las salamandras, por ríos y crestas de montañas), con lo que se evita el libre flujo genético con otras subpoblaciones. El grado de aislamiento depende de la eficacia de la barrera externa, aunque rara vez es absoluto. Estas razas geográficas se suelen clasificar en **subespecies**, un término taxonómico para las poblaciones de una especie que se diferencian por una o más características. Las subespecies con poco intercambio genético entre sí se encuentran en las primeras etapas de especiación. A diferencia de las clinas, es posible trazar una línea geográfica que separa las subpoblaciones en subespecies.

El patrón de variación geográfica de las especies que ha proporcionado a los ecólogos evolutivos algunos de los mejores ejemplos de cómo puede desarrollarse el proceso de especiación es el extraño fenómeno conocido como las «especies anillo». En una especie anillo, las poblaciones de una única especie forman un círculo alrededor de un área de hábitat poco adecuada (como una cordillera o un gran cuerpo de agua). Como consecuencia, la especie se distribuye geográficamente en un patrón circular, o con forma de anillo, en una extensa zona geográfica. Las poblaciones inmediatamente adyacentes (vecinas) presentan sólo ligeras diferencias y se cruzan. En los extremos opuestos de la distribución que se unen para formar el círculo, no obstante, la diferencia entre las poblaciones es tan grande que funcionan como dos especies que no se cruzan.

Un ejemplo documentado en detalle de una especie anillo es la salamandra *Ensatina escholtzii* de las costas del Pacífico en los Estados Unidos (Figura 2.15, página 40). En el sur de California pueden encontrarse dos formas diferentes de la especie, las cuales presentan notables diferencias en la coloración y no se cruzan. Sin embargo, una cadena de poblaciones septentrionales que rodea el valle central de California conecta estas dos formas. En este anillo de poblaciones, el patrón de color de las salamandras se modifica gradualmente. El ecólogo Robert Stebbins, quien describió por primera vez este patrón de variación geográfica en 1949, formuló la hipótesis de que éste se desarrolló cuando una población ancestral del norte de California se expandió hacia el sur, una parte en dirección al oeste por Sierra Nevada y otra hacia el este por la cordillera costera. Ambas poblaciones luego se diferenciaron de forma gradual a medida que se expandieron hacia el sur, adaptándose a sus respectivos ambientes locales. Cuando se volvieron a encontrar en el sur de California, habían desarrollado suficientes diferencias como para no cruzarse. Algunos estudios genéticos recientes de estas poblaciones confirman la hipótesis de Stebbins, lo que nos brinda un panorama sobre el proceso de especiación en curso.

2.9 | Las adaptaciones reflejan compromisos y constricciones

Las características heredables que un organismo posee se deben a generaciones pasadas. Los antepasados, de hecho, sufrieron el proceso de selección natural que dio origen a las características heredables presentes en los individuos actuales. Poseer dichas características permite al organismo adaptarse a su entorno. En tanto las condiciones ambientales en las cuales viven los individuos de la generación actual se asemejen a aquellas a las que se enfrentaban las generaciones pasadas, el organismo está adaptado al ambiente. Por el contrario, si las condiciones ambientales se alteran de forma significativa, la eficiencia e incluso la supervivencia de los individuos estarán en peligro (véase la Figura 2.3, Apartado 2.1). La **adaptación**, entonces, abarca todas las características conductuales, morfológicas o fisiológicas heredables que mantienen o incrementan la eficiencia de un organismo, frente a determinadas condiciones ambientales.

Perfil de investigadores | Beren W. Robinson

Departamento de zoología
Universidad de Guelph, Guelph, Ontario, Canadá

La mayoría de los lagos que se distribuyen en toda la región norte de América del Norte se formaron después de que las inmensas capas de hielo que cubrían la región retrocedieran hace unos 15.000 años. Un grupo de peces que habitaban este nuevo ambiente, el espinoso (*Gasterosteus* spp.), pasó por un rápido período de especiación, en el cual la especie que habitaba en los lagos de la región costera de British Columbia era una de las especies más jóvenes sobre la tierra. No aparecen más de dos especies por lago. Más aún, los pares de especies de cada lago parecen haber evolucionado de forma totalmente independiente de los demás pares.

En todos los lagos donde se encuentra un par de espinosos, ambas especies presentan diferentes patrones de uso del hábitat y alimentación. Una de las especies se alimenta de plancton en la zona de aguas abiertas (forma limnética), mientras que la otra especie captura presas de mayor tamaño de los sedimentos y plantas sumergidas en las aguas poco profundas cercanas a la costa (forma béntica). Las diferencias morfológicas entre las especies guardan relación con estas diferencias en el uso del hábitat y la alimentación (Figura 1). Si las constricciones impuestas por estos ambientes diferentes son o no responsables en parte de la evolución de ambas especies es una pregunta clave en la investigación de Beren Robinson del Departamento de zoología de la universidad de Guelph.

En los lagos en donde sólo se encuentra una única especie, la especie de espinoso tiende a presentar una morfología y hábitos intermedios a las especies limnéticas y bénticas. En el muestreo de la población de una especie, *Gasterosteus aculeatus*, que habita el Lago Cranby en la región costera de British Columbia, Robinson descubrió que los individuos tomados como muestra del hábitat de aguas abiertas presentaban diferencias morfológicas con respecto a los de aguas poco profundas cercanas a la costa. Asimismo, dichas diferencias en la morfología eran paralelas a las diferencias observadas entre las especies que habitan en ambos habitats en lagos en donde se encuentran pares de especies (Figura 1). Robinson formuló la hipótesis de que estos individuos representaban distintos fenotipos que surgieron como resultado de la selección natural que fomenta divergencias en la población. La selección divergente (o disruptiva) puede producirse cuando los individuos de una población se enfrentan a compromisos que implican la realización de determinadas tareas. Los compromisos surgen cuando la realización de una tarea (como alimentarse de plancton en aguas abiertas) representa un coste para la realización y eficiencia de una segunda tarea (alimentarse de los sedimentos de las aguas poco profundas de la costa). Los compromisos graves pueden conducir a una selección divergente que favorezca la especialización por los recursos.

Para demostrar su hipótesis, Robinson debía comprobar que se cumplieran dos condiciones. En primer lugar, que las diferencias morfológicas entre las dos formas fuesen heredables, en lugar de tratarse de expresiones de la plasticidad fenotípica en respuesta a los dos habitats o hábitos alimentarios diferentes. En segundo lugar, que las diferencias morfológicas observadas en ambas formas influyesen en la eficiencia de aprovisionamiento, es decir, que se traten de hecho de un compromiso.

Para probar la primera condición, Robinson crió descendencia de las dos formas en idénticas condiciones de laboratorio (condiciones ambientales y de alimentación). Los resultados demostraron que, si bien había cierto grado de plasticidad fenotípica, las diferencias entre la mayoría de las características persistían en ambas formas cuando se las criaba en iguales condiciones. De media, la forma béntica presentaba (1) una longitud corporal total menor, (2) un cuerpo más profundo, (3) una boca más ancha, (4) una mayor cantidad de púas dorsales y (5) una menor cantidad de branquispinas con respecto a la forma limnética. Por lo tanto, las diferencias fenotípicas en la morfología de ambas formas son ciertamente heredables.

Para probar la segunda condición, Robinson llevó a cabo una serie de pruebas de alimentación en el laboratorio con el fin de evaluar los compromisos en la eficiencia de aprovisionamiento de las dos formas. Se evaluó la eficiencia de aprovisionamiento de peces individuales en dos

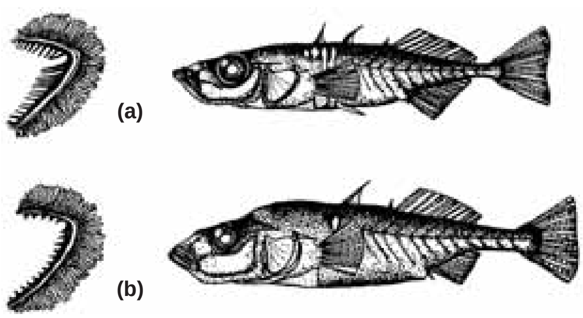


Figura 1 | Diferencias morfológicas en las branquispinas de la especie de espinoso en función de los hábitos alimentarios de **(a)** la forma limnética y **(b)** la forma béntica. Ilustración por Laura Nagel, Queen's University (From Shulter, 1993.)

habitats artificiales que imitaban las condiciones presentadas por los ambientes limnéticos y bénticos.

Se emplearon dos tipos de alimento en las pruebas. Se colocaron larvas de Artemia (*Artemia*), una presa frecuente en las aguas abiertas, en los habitats limnéticos artificiales, mientras que se introdujeron anfípodos de mayor tamaño, artrópodos de movimientos rápidos con duros exoesqueletos que se alimentan de materia orgánica muerta en la superficie de los sedimentos, en los habitats bénticos artificiales.

Una de las pruebas experimentales consistía en liberar un pez en el acuario de prueba y observarlo durante un largo tiempo. Al término del período de observación, se computó la cantidad total de presas ingeridas y se convirtieron los datos a dos medidas de eficiencia de aprovisionamiento: velocidad de ingestión (número de presas ingeridas por minuto) y esfuerzo de captura (número medio de mordiscos por presa).

Los resultados de las pruebas de aprovisionamiento revelaron claras diferencias en la eficiencia de aprovisionamiento de las dos formas morfológicas (fenotipos) (Figura 2). Los individuos de la forma limnética mostraron una mayor eficiencia en el aprovisionamiento de larvas de Artemia, presentando una mayor velocidad de ingestión y sólo la mitad de mordiscos para ingerir las presas, en comparación con los individuos de la forma béntica. Por el contrario, los individuos de la forma béntica presentaron una mayor velocidad para la ingestión de anfípodos y de media ingirieron anfípodos de mayor tamaño que los individuos de la forma limnética.

Robinson pudo determinar que la mayor velocidad de ingestión de larvas de Artemia mostrada por la forma limnética estaba relacionada con la mayor cantidad de branquispinas con las que cuenta esta forma, mientras que la mayor anchura de la boca se vinculaba con la mayor velocidad de ingestión de anfípodos por parte de los individuos de la forma béntica. Por lo tanto, se descubrió que la eficiencia de aprovisionamiento estaba ligada a las diferencias morfológicas entre ambas formas, lo que indicaría compromisos en las características relativas a la explotación eficiente de estos dos habitats diferentes y sus recursos alimentarios correspondientes.

Estos y otros experimentos de Robinson confirmarían que la selección natural divergente se produce en estas poblaciones y que podrían constituir las primeras etapas de especiación. Los estudios previos de especies de espinosos divergentes (pares de especies) que habitaban en los lagos de British Columbia indicaban que las presiones selectivas opuestas presentes en los ambientes de aguas abiertas y cercanas a la costa (aguas poco profundas) eran un factor primordial en la evolución de estas especies. Sin embargo, el trabajo de Beren Robinson es único en ilustrar que la selección natural opera en una única población, lo que conduce a diferentes fenotipos morfológicos que habitan estos dos ambientes distintos. Constituye uno de los pocos estudios que realmente han cuantificado la naturaleza de los compromisos que enfrentan a los individuos de una población en relación con la explotación de diferentes recursos. La obra de Robinson arroja mucha luz sobre los mecanismos que actúan en la evolución de la diversidad en este grupo de peces estrechamente emparentados. ●

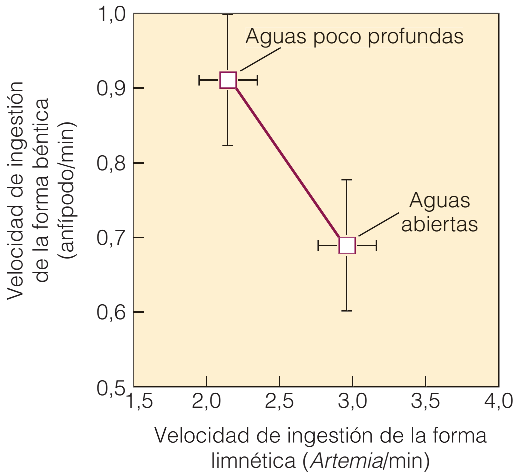


Figura 2 | **Velocidad de ingestión media (y errores estándar) de las formas limnéticas (abiertas) y bénticas (de poca profundidad) en pruebas de alimentación en aguas abiertas (fuente de alimento: larvas de Artemia) y aguas de poca profundidad (fuente de alimento: anfípodos).** (Adaptado de Robinson 2000.)

Bibliografía

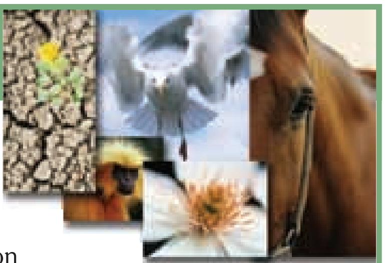
Robinson, B. W. 2000. Trade offs in habitat-specific foraging efficiency and the nascent adaptative divergence of sticklebacks in lakes. *Behaviour* 137:865-88.

Robinson, B. W., and S. Wardrop. 2002. Experimentally manipulated growth rate in threespine sticklebacks: assessing trade offs with developmental stabiliy. *Environmental Biology of Fishes* 63:67-78.

1. ¿De qué forma cree que las diferencias en la morfología, alimentación y hábitat de las dos formas fenotípicas de la población de peces podrían conducir al aislamiento reproductivo y finalmente a la especiación?
2. Si hubiera un fenotipo intermedio (intermedio en características) en la población y éste fuera capaz de alimentarse tanto en los ambientes de aguas abiertas como en los cercanos a la costa (y con la misma eficiencia que ambos de los otros fenotipos), ¿de qué manera alteraría la interpretación de los resultados?

Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para calcular la estadística de resumen con los datos de los espinosos.

Cuestiones de ecología | **La ecología de la resistencia a los antibióticos**



Cuando se habla de adaptación y evolución, se suele pensar en períodos de millones de años. No obstante, como se ha observado en algunos ejemplos como la modificación en el tamaño del pico de los pinzones medianos de Darwin (véase la Figura 2.3), la evolución por selección natural puede producirse en períodos de tiempo relativamente breves cuando las poblaciones se ven expuestas a cambios ambientales repentinos. En un grupo de organismos, la evolución por selección natural se aceleró debido a nuestros intentos de erradicación, posiblemente con graves consecuencias sobre nuestra propia especie.

Los antibióticos son una clase de compuestos naturales o sintéticos que destruyen o inhiben el desarrollo de microorganismos. El descubrimiento y la exitosa utilización de los mismos contra bacterias causantes de enfermedades constituyen una de las historias de éxito de la medicina moderna más importantes. Dado que estos compuestos (fármacos) comenzaron a emplearse ampliamente hacia mediados del siglo XX, han salvado innumerables vidas por la capacidad de combatir infecciones y bacterias causantes de enfermedades. Pero tras tan sólo 4 años desde que las empresas farmacéuticas iniciaran la fabricación masiva de la penicilina, el primero de estos compuestos, comenzaron a surgir microbios que podían resistirlos.

La resistencia a los antibióticos se expande con rapidez. Entre 1979 y 1987, por ejemplo, una encuesta de los Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades (CDC) de Estados Unidos descubrió que sólo el 0,02 por ciento de las cepas bacterianas que causaban la neumonía era resistente a la penicilina. Hoy en día el 6,6 por ciento de las cepas son resistentes. Asimismo, según CDC, en 1992 más de 13.000 pacientes hospitalarios murieron de infecciones bacterianas resistentes a los tratamientos con antibióticos.

Esta mayor difusión de la resistencia a los antibióticos es el resultado de la evolución, en concreto, del proceso acelerado de selección natural de las poblaciones bacteriales que surgió por el amplio uso de los antibióticos. Todas las poblaciones de organismos, incluidas las bacterias, presentan variaciones genéticas que influyen en las características de los individuos; en este caso, la capacidad de la bacteria de resistir los efectos del antibiótico. Cada vez que se emplean los antibióticos, existe una presión selectiva para que se produzca la resistencia. Cuando una persona toma un antibiótico, el fármaco destruye la mayoría de las bacterias indefensas. Sin embargo, si hubiera alguna resistente a él, sobreviviría. Las bacterias resistentes luego se multiplican, incrementándose en cantidad, hasta un millón de veces en un día. Este proceso se va acumulando, con cada vez más bacterias que desarrollan resistencia a más compuestos antibióticos. La selección natural favorece a los individuos (bacterias) que son resistentes a los antibióticos. La mayor eficiencia de los individuos resistentes a los antibióticos conduce a que una mayor proporción de la población sea resistente en las generaciones sucesivas.

Un individuo puede desarrollar una infección resistente a los antibióticos cuando inicialmente se infecta con una cepa de bacterias resistentes o cuando una cepa de bacterias resistentes surge en el cuerpo una vez que se inicia el tratamiento con antibiótico. El desarrollo de la resistencia a los antibióticos en una bacteria se produce como resultado de la adquisición de genes que otorgan resistencia a la acción del compuesto (es decir, los efectos reales del fármaco). Las bacterias adquieren este tipo de genes de tres maneras. Es posible que el ADN bacteriano mute de forma espontánea, lo que parecería ser la causa de resistencia más frecuente. En un proceso denominado *transformación*, una bacteria puede tomar el ADN de otra. La tercera manera es la resistencia adquirida de un pequeño círculo de ADN llamado *plásmido*, que puede transmitirse de un tipo de bacteria a otro. Un solo plásmido proporciona un conjunto de resistencias diferentes. En 1968, más de 12.000 personas en Guatemala murieron en una epidemia de diarrea de origen bacteriano. La cepa bacteriana albergaba un plásmido que portaba resistencia a cuatro antibióticos diferentes.

Si bien la resistencia de las bacterias a los antibióticos es un fenómeno natural, un grupo de factores sociales también agrava el problema: la utilización inapropiada de los antibióticos. Por ejemplo, los médicos en ocasiones recetan antibióticos para un resfriado, tos o gripe, todas ellas enfermedades víricas que no responden a los antibióticos. Además, los pacientes a quienes se recetan antibióticos pero no completan el tratamiento (no toman la dosis correcta durante todo el período de tratamiento) pueden contribuir a la resistencia.

Otra preocupación ampliamente extendida es el uso de antibióticos en el ganado, donde se utilizan fármacos en animales sanos para prevenir enfermedades, o se introducen dosis reducidas en el alimento durante un largo periodo de tiempo para aumentar el ritmo de ganancia de peso. Si bien el Centro de Medicina Veterinaria de la Agencia para el Control de Alimentos y Fármacos (FDA), de Estados Unidos limita la cantidad de residuos de antibiótico permitidos en las aves de corral y otras carnes, estos fármacos pueden hacer que las bacterias se vuelvan más resistentes a los fármacos empleados para tratar humanos, lo que finalmente haría que algunas enfermedades humanas se vuelvan más difíciles de tratar. ●

1. En el tratamiento de infecciones bacterianas potencialmente mortales se suelen recetar diferentes tipos de antibióticos a los pacientes. Explique el motivo por el cual se emplea este tratamiento.
2. ¿Por qué el desarrollo de poblaciones resistentes a los antibióticos constituye un ejemplo de evolución por selección natural?

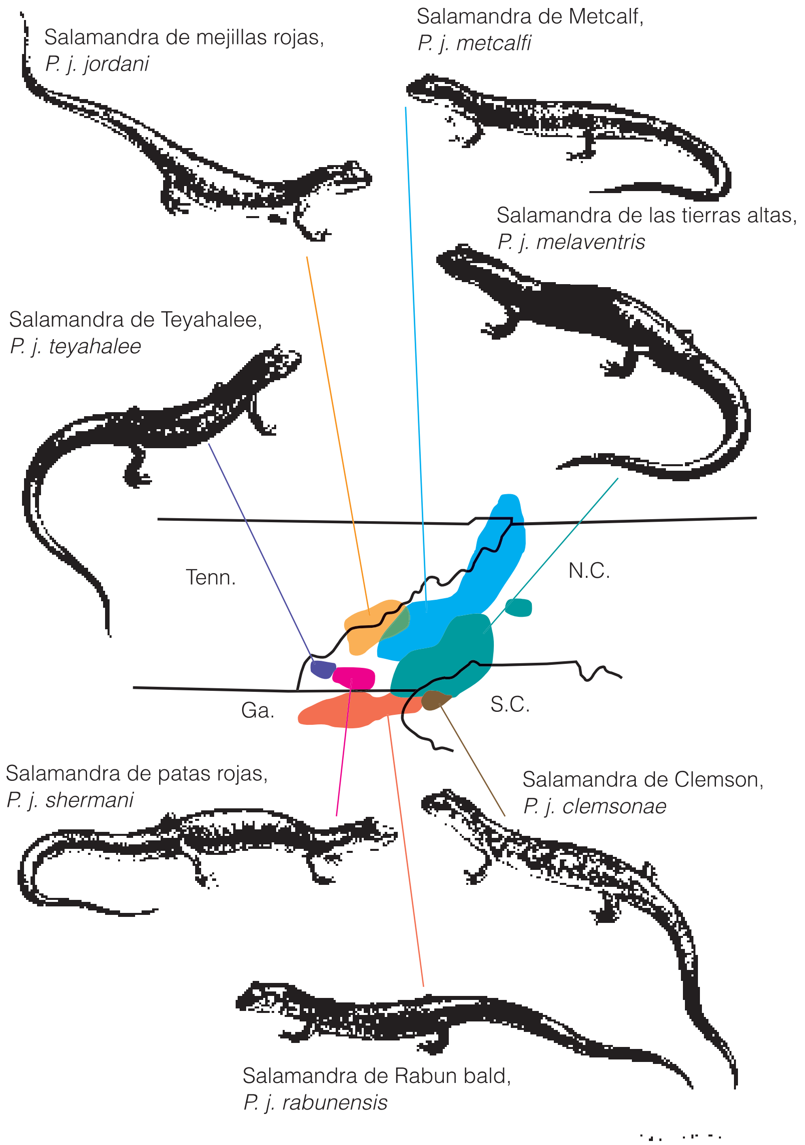


Figura 2.14 | Razas geográficas en las *Plethodon jordani* de las tierras altas de los Apalaches. Estas salamandras se originaron cuando una población de la salamandra *P. yonahlossee* se separó por el valle del río French Broad. La población del este evolucionó a la salamandra de Metcalf, que se expandió hacia el norte, la única dirección en la que los miembros del grupo podían encontrar condiciones ecológicas adecuadas. Al sur, sudoeste y noroeste las montañas desaparecen abruptamente, lo que limita al resto de las *jordani*. La salamandra de Metcalf es la más especializada y ecológicamente divergente, y la menos competitiva. Luego, la salamandra de mejillas rojas se aisló de la de patas rojas y el resto del grupo por el hundimiento del río Little Tennessee. Los demás miembros aún están relacionados de alguna manera.

Si la tierra fuera un extenso ambiente homogéneo, tal vez un solo fenotipo, un único conjunto de características, podría otorgar a la totalidad de los organismos vivientes la capacidad de sobrevivir, desarrollarse y reproducirse. Sin embargo, éste no es el caso: las condiciones ambientales que influyen de forma directa sobre la vida varían en tiempo y espacio, por lo que la selección natural favorecerá el surgimiento de diferentes características a medida que cambian las condiciones ambientales, tanto espaciales como temporales. La respuesta de un organismo frente al ambiente no cuenta con un repertorio infinito de posibilidades, sino que está limitada y restringida a un rango de tolerancias ambientales, es decir, límites sobre las condiciones ambientales en las cuales puede sobrevivir, desarrollarse y reproducirse un organismo (Figura 2.16). Estas tolerancias constituyen una función de los compromisos impuestos por las constricciones que, en última instancia, pueden remontarse a las leyes de la física y la química. En pocas palabras, las características que permiten que un individuo tenga éxito en determinadas condiciones limitan su rendimiento en otro conjunto de condiciones. Este concepto general pero fundamental está claro para los aficionados al deporte. Veamos el caso de dos importantes figuras deportivas. Wilt Chamberlain fue probablemente el mejor pívot de baloncesto y Willie Shoemaker fue quizás el más destacado jinete de carreras de caballos. Con una estatura de 1,49 m, Willie Shoemaker jamás podría haber jugado como pívot en Los Angeles Lakers, mientras que, con una estatura de 2,15 m, Wilt Chamberlain no podría haber ganado nunca la carrera en el Kentucky Derby. El conjunto de características físicas que permiten que un individuo destaque en un deporte impide que ese mismo individuo so-

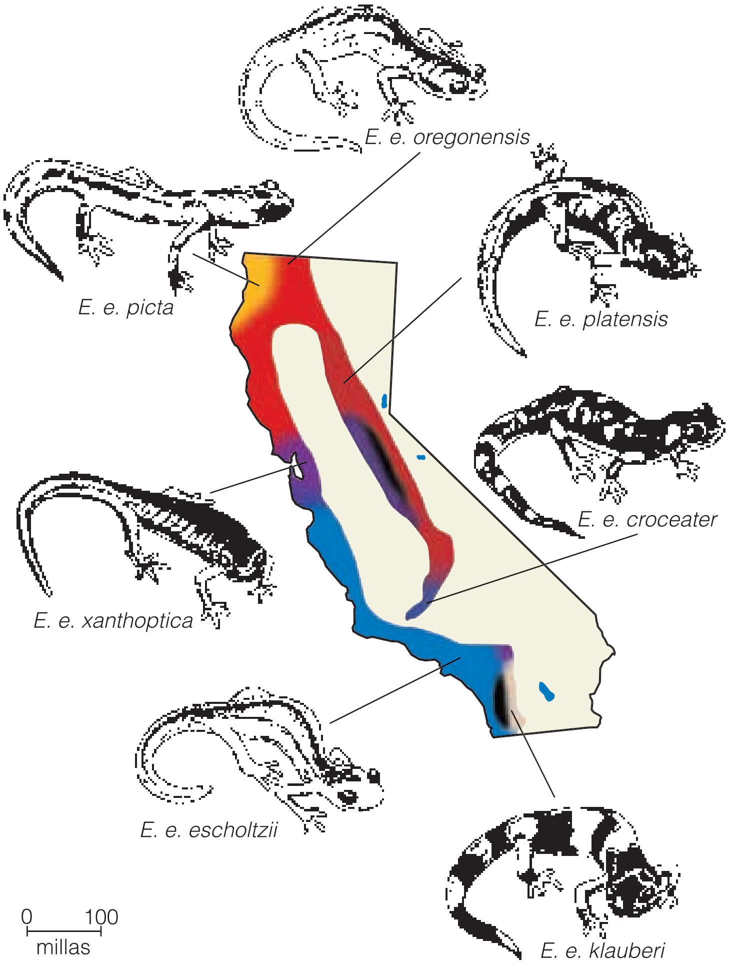


Figura 2.15 | Todas las diversas subespecies de la salamandra *Ensatina escholtzii* de la región de la costa del Pacífico descendieron de una única población pasada. A medida que se expandieron las especies hacia el sur, las subpoblaciones se adaptaron a los ambientes locales de ambas vertientes del valle de San Joaquín. En toda la distribución las poblaciones se cruzan con éxito. Sin embargo, en la región en donde se cierra el círculo (las zonas pintadas de negro), las salamandras ya no se cruzan y las poblaciones funcionan como dos especies diferentes.

bresalga en otro. Así también restringen a los organismos las características que poseen (véase la Figura 7.1, Capítulo 7).

A lo largo de los siguientes capítulos, particularmente en la Tercera parte (Capítulos 6 a 8), se analizará este principio básico de los compromisos en su aplicación a la adaptación de las especies y se indagará la manera en que la naturaleza de las adaptaciones varía frente a condiciones ambientales cambiantes, tanto físicas como bióticas. Los capítulos posteriores enfatizarán las consecuencias de dichas adaptaciones a medida que se alteran las condiciones ambientales en el tiempo y en el espacio, dando lugar a patrones y procesos observados en comunidades y ecosistemas. No obstante, primero se estudiarán los patrones de variación en el ambiente físico de la superficie terrestre, variaciones que determinan el escenario en el cual se desarrollan los procesos de selección natural y evolución.

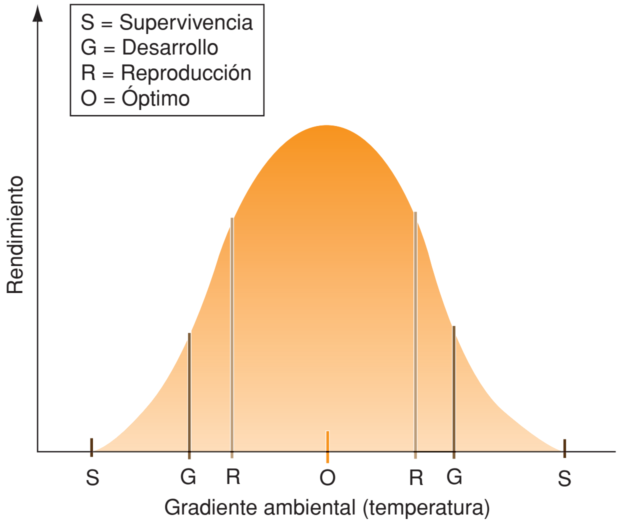


Figura 2.16 | Respuesta de un organismo frente a un gradiente ambiental como la temperatura. Los extremos de la curva representan los límites de supervivencia (S) máximo y mínimo. En este gradiente se observan rangos más limitados en los que el organismo puede desarrollarse (G) y reproducirse (R).

Resumen

Selección natural (2.1)

La selección natural es el éxito diferencial (supervivencia y reproducción) logrado por los individuos de una población que surge como resultado de la interacción con el ambiente. La selección natural es el producto de dos condiciones: (1) variación entre los individuos de una población en alguna característica que (2) produce diferencias entre los individuos en cuanto a la supervivencia y/o reproducción. La eficiencia de un individuo se mide por el aporte proporcional que realiza a las futuras generaciones. Existen tres tipos de selección: direccional, estabilizadora y disruptiva.

Heredabilidad (2.2)

La selección natural exige que la característica sea heredable o que pueda transmitirse del progenitor a la descendencia.

Genes (2.3)

Las unidades de herencia son los genes contenidos en los cromosomas. Las formas alternativas de un gen se denominan alelos. Los individuos que poseen pares iguales de alelos son homocigotos, mientras que los que presentan alelos diferentes se llaman heterocigotos. En el caso de los heterocigotos, el alelo que se expresa es el dominante, mientras que el que no se expresa se denomina el recesivo. La suma de la información heredable que porta cada individuo es el genotipo. Su expresión física, sobre la cual actúa la selección natural, es el fenotipo. El rango de expresiones fenotípicas en diferentes condiciones ambientales se denomina plasticidad fenotípica.

Variación genética (2.4)

La mayor parte de las variaciones hereditarias surge de la recombinación genética en la reproducción sexual. Parte del material genético se modifica mediante la mutación. Las mutaciones genéticas pueden alterar las secuencias de nucleótidos. Las mutaciones cromosómicas cambian la estructura o el número de cromosomas. La duplicación de conjuntos enteros de cromosomas se denomina poliploidía, que ocurre con mayor frecuencia en las plantas. Las mutaciones genéticas únicas rara vez pueden verse. La mayoría de las mutaciones genéticas son neutrales y mantienen la variabilidad genética en una población.

Evolución (2.5)

El resultado de la selección natural es la evolución, una modificación en las frecuencias génicas con el transcurso del tiempo. La especiación por selección natural es un tipo de evolución. El proceso de especiación exige modificaciones en las frecuencias génicas de una población que conducen al aislamiento reproductivo: el desarrollo de características que interrumpen el intercambio genético con la población parental.

Concepto de especie (2.6)

Una especie biológica es un grupo de individuos que se aparean entre sí y viven juntos en un ambiente similar de determinada región. Las especies pueden ser simpátricas o alopátricas. Mantienen la identidad mediante mecanismos de aislamiento.

Especiación (2.7)

Las especies surgen por la interacción de variaciones heredables, la selección natural y las barreras sobre el flujo genético entre poblaciones. El mecanismo de especiación más ampliamente aceptado es la especiación alopátrica o geográfica. Una única especie que se cruza se divide en poblaciones espacialmente aisladas, que se desarrollan en especies diferentes. Cuando el aislamiento reproductivo antecede a la diferenciación y el proceso se lleva a cabo en una población, se obtiene la especiación simpátrica. El tipo de especiación simpátrica más frecuente es la poliploidía en las plantas.

Variación geográfica (2.8)

Las especies que presentan una distribución geográfica extensa suelen enfrentarse a un rango de condiciones ambientales más amplio que las que se distribuyen de forma más limitada. La variación en las condiciones ambientales suele conducir a una correspondiente variación en determinadas características morfológicas, fisiológicas y conductuales.

Compromisos y constricciones (2.9)

Las condiciones ambientales que influyen de forma directa en la vida varían en tiempo y espacio. Del mismo modo, el objetivo de la selección cambia con las circunstancias ambientales tanto espaciales como temporales. Las características que permiten que una especie sobreviva, se desarrolle y se reproduzca en determinadas condiciones limitan la capacidad de ésta de tener la misma eficiencia en condiciones ambientales diferentes.

Preguntas de estudio

1. ¿Qué es la selección natural? ¿Qué condiciones se requieren para que se produzca la selección natural?
2. David Reznick, ecólogo de la universidad de California de Riverside, estudió el proceso de selección natural en poblaciones de guppys (pequeños peces de agua dulce) en la isla de Trinidad. Reznick descubrió que las poblaciones que habitaban a menores alturas se enfrentaban al ataque de peces depredadores, mientras que aquellas que habitaban a grandes alturas disfrutaban de una vida pacífica debido a que pocos depredadores son capaces de nadar contracorriente y pasar las cascadas. El tamaño medio de los individuos que habitan las aguas de grandes alturas es mayor al de los guppys de las poblaciones de menores alturas. Reznick formuló la hipótesis de que el menor tamaño de los individuos en las poblaciones de menores

alturas era el resultado de que los individuos mayores sufrían mayor probabilidad de ser atacados por depredadores. En efecto, esta presión realizaba una selección que favorecía a los individuos más pequeños de la población. Con el fin de demostrar esta hipótesis, Reznick trasladó a algunos individuos de las bajas alturas a estanques (desocupados) de mayor altura, donde el hecho de ser atacado por un depredador no fuera un factor. Tras once años de exposición a estas condiciones, los individuos de esta población presentaron un tamaño superior al de las poblaciones de menor altura. ¿Es el estudio de Reznick un ejemplo de la selección natural? (Es decir, ¿cumple con las condiciones necesarias?) En caso afirmativo, ¿qué tipo de selección representa (direccional, estabilizante o disruptiva)? Formule alguna hipótesis alternativa para explicar el motivo por el cual el tamaño medio de los individuos se modificó con el transcurso del tiempo como resultado del traslado de la población a un ambiente de mayor altura.

3. Si se aceptaran las siguientes suposiciones: (1) el gen de ojos azules es recesivo y (2) el gen de ojos pardos es dominante, ¿a qué conclusión es posible llegar con respecto al color de ojos del padre y la madre, si la niña naciera con ojos azules? ¿Qué se puede afirmar sobre los genotipos (del color de ojos) de los padres y de la niña, respectivamente?

4. ¿Cuáles son las dos fuentes principales de variación genética en una población de reproducción sexual?

5. Un ecólogo que estudiaba la diversidad de especies de lagartos en una pequeña isla al oeste de la costa africana identificó una especie de lagarto que se asemejaba a una presente en el interior del continente africano. El ecólogo sólo pudo señalar una diferencia entre las poblaciones de la isla y del continente. Los machos de la población continental presentan una cabeza roja y un cuerpo de color verde brillante, mientras que los machos de la población isleña tienen el mismo cuerpo verde brillante, pero con una cabeza de color verde oscuro. Las hembras de ambas poblaciones parecen ser idénticas, dado que son de color verde brillante en su totalidad. En una serie de experimentos, el ecólogo descubrió que las hembras de la población continental no reconocían a los machos de la población insular como potenciales compañeros (no respondían al comportamiento de cortejo). Del mismo modo, las hembras de la población insular no reconocían a los machos de la población continental como potenciales compañeros. Dada esta información, ¿es posible concluir que las poblaciones de la isla y del continente son especies diferentes?

El ecólogo luego continuó el estudio modificando la apariencia física de los machos. Se tiñó de rojo la cabeza de los machos de la población insular y de verde oscuro la de los machos de la población continental. Cuando se repitieron los experimentos, las hembras de la población insular reconocieron a los machos continentales y se aparearon con ellos, y *viceversa*. Suponiendo que la descendencia de este apareamiento sobreviva y se reproduzca, ¿cambia este nuevo resultado la respuesta de si ambas poblaciones deben clasificarse como especies separadas?

6. Señale las diferencias entre un genotipo y un fenotipo. ¿Qué es la plasticidad fenotípica?

7. ¿Qué es un *pool* genético?

8. ¿Cuáles son las diferencias entre los conceptos de especie morfológica y biológica? Señale un conjunto de condiciones en las cuales pueda aplicarse una definición pero no la otra.

9. ¿Qué es la especiación? Indique las diferencias entre los modelos de especiación simpátrica y alopátrica.

10. ¿Cómo difiere la evolución de la selección natural?

Bibliografía adicional

Desmond, A. y J. Moore. 1991. Darwin: *The Life of a tormented evolutionist.* Nueva York: W. W. Norton.

Obra de dos historiadores, este libro se asemeja a una antología, dado que proporciona una introducción sobre la persona y sus obras.

Gould, S. J. 1992. *Ever since Darwin: Reflections in natural history.* Nueva York: W. W. Norton.

Una colección de ensayos de Gould escritos para revistas científicas. La primera de una serie de entretenidas obras en clave de humor. Vid. otras colecciones, entre ellas *The panda's thumb, The flamingo's smile* y *Dinosaur in a haystack.*

Gould, S. J. 2002. *The structure of evolutionary theory.* Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press.

El último libro escrito por Gould, el mejor y más respetado escritor científico conocido sobre la evolución. Si bien la obra es más técnica que otras, el Capítulo 1 brinda un excelente resumen sobre el pensamiento actual de la teoría evolutiva.

Grant, P. R., y B. R. Grant. 2000. «Non-random fitness variation in two populations of Darwin's finches.» *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 267:131-8.

Una excelente fuente de información adicional para los que deseen saber más sobre el ejemplo de la selección natural en el pinzón de Darwin mediano del Apartado 2.1.

Mayr, E. 2001. *What evolution is*. New York: Basic Books.

Un excelente manual sobre los temas de la selección natural y la evolución elaborado por una figura destacada en el ámbito de la evolución. Está maravillosamente bien escrito, como si de una obra literaria se tratase, dirigido al lector general.

Reznick, D. N., F. H. Shaw, F. H. Rodd y R. G. Shaw 1997. «Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*).» Science 275:1934-1937.

Un experimento magníficamente diseñado para evaluar el papel de la selección natural en la evolución de las características de los ciclos vitales.

Weiner, J. 1994. *The beak of the finch: A story of evolution in our time*. New York: Alfred A. Knopf.

Ganador del Premio Pulitzer. Brinda al lector una visión de primera mano sobre la investigación científica en acción.

Segunda parte | Ambiente físico

Capítulo 3 Clima P. 46
Capítulo 4 Ambiente acuático P. 68
Capítulo 5 Ambiente terrestre P. 87

En enero de 2004, dos pequeños vehículos robotizados llamados Róveres de exploración de Marte (MERs, *Mars Exploration Rovers*) descendieron sobre Marte. Su misión era explorar la superficie en busca de pruebas que confirmaran que alguna vez allí hubo vida. Los vehículos no buscaban organismos vivos o fósiles en las rocas esparcidas sobre la superficie. Su tarea era determinar la historia del agua en ese planeta. Aunque actualmente no hay agua en estado líquido sobre la superficie de Marte, pueden encontrarse rastros de que ha habido alguna actividad acuática en el pasado en las rocas, minerales y formas geológicas del terreno del planeta, especialmente aquellas que sólo pueden formarse en presencia de agua.

¿Por qué buscar agua como prueba de la vida? Porque la vida tal y como la entendemos es imposible sin las condiciones que permiten la existencia de agua en estado líquido. Por lo tanto, la historia del agua en Marte es de fundamental importancia para determinar si el ambiente marciano fue alguna vez propicio para la vida. La misión de los MER no fue buscar pruebas directas de vida, sino proporcionarnos información acerca de la «habitabilidad» del ambiente.

Aunque el estudio del medio físico es el objetivo principal de disciplinas como la geología, la meteorología y la hidrología, es este concepto de **habitabilidad**, la capacidad del medio físico para mantener la vida, lo que une a las ciencias físicas con la disciplina de la ecología. Para ilustrar está relación entre la ecología y el estudio del medio físico, nos apartaremos de la superficie de Marte y nos internaremos en la pequeña cadena de islas de la costa occidental de Sudamérica que tanto influyó en el pensamiento del joven Charles Darwin: las Islas Galápagos.

Cuando pensamos en los pingüinos, nos viene a la mente el paisaje helado de la Antártida. Pero las Islas Galápagos, que se extienden sobre el Ecuador, son el hábitat de la más pequeña de las especies de pingüinos: el *Spheniscus mendiculus,* o pingüino de las Galápagos. Sólo miden de 40 a 45 centímetros de alto y pesan entre 2 y 2,5 kilogramos. Se encuentran únicamente en las Islas Galápagos y son los que más al Norte viven de todas las especies de pingüinos.

Los pingüinos de las Galápagos se alimentan principalmente de peces pequeños, como los salmonetes y las sardinas, y dependen de las corrientes oceánicas que fluyen desde las aguas más frías del Sur que llevan esos peces a sus tierras. El mismo Darwin advirtió la importancia de las corrientes que se dirigen hacia el Norte desde el Océano Pacífico sur hasta el entorno de las Galápagos: «Si tenemos en cuenta que esas islas están ubicadas justamente bajo el Ecuador, advertiremos que el clima dista mucho de ser cálido en extremo; la causa principal parecen ser las temperaturas excepcionalmente bajas que las rodean y que llegan hasta allí debido a las grandes corrientes polares del Sur». (*El Viaje del Beagle*). Sin embargo, los vientos dominantes que llevan las aguas frías hasta esas islas tropicales no son siempre previsibles. De manera periódica, los vientos alisios que fluyen hacia el Oeste en esta región se estancan y las aguas que rodean a las Islas Galápagos se templan. Las aguas cálidas dan como resultado una drástica reducción de las poblaciones de peces de las que dependen los pingüinos. Este acontecimiento ocasionó hace unos 20 años una gran escasez de alimento. En ese momento, murieron más del 70 por ciento de los pingüinos de las Galápagos. Desde entonces su número se ha ido incrementando y actualmente existe una población estimada en 800 parejas reproductoras. Los pescadores de la región han registrado, desde el siglo XVI, periodos de aguas templadas como el que ocurrió hace 20 años, y esas épocas de grave escasez de alimentos han influido sin duda en la población de pingüinos desde que sus ancestros llegaron por primera vez a las islas.

Incluso por esta pequeña descripción, se hace evidente que la comprensión de la ecología de los pingüinos de las Islas Galápagos depende en gran parte de la comprensión del medio físico de estas islas, concretamente las características del hábitat, que influyen en la habitabilidad de la población de pingüinos. Los ecólogos observan la interacción entre los organismos y el medio físico que los rodea en dos escalas de tiempo muy diferentes. A lo largo de varias generaciones, el medio físico representa una fuerza que guía el proceso de selección natural y que favorece a algunos individuos con ciertas características sobre otros (véase el Capítulo 2). Durante un período más corto, el medio físico influye tanto en el rendimiento fisiológico de los individuos como en la disponibilidad de los recursos esenciales, y ambos factores inciden directamente en la supervivencia, el desarrollo y la reproducción dentro de la población. El ejemplo de los pingüinos de las Galápagos anteriormente citado puede utilizarse para ilustrar ambas escalas de tiempo.

Durante la etapa evolutiva, el medio físico de las Islas Galápagos ha influido en las características y en el comportamiento de los pingüinos del lugar a través del proceso de selección natural. Primero, el reducido tamaño del cuerpo (es el más pequeño de todas las especies de pingüinos) les permite disipar más fácilmente el calor al aire que los rodea: una característica importante en este ambiente tropical (véase el Capítulo 7). Segundo, a diferencia de la mayor parte de los demás pingüinos, los de las Galápagos no poseen un período de apareamiento determinado y pueden llegar a tener hasta tres nidadas por año. Ésta es una adaptación que les permite resistir a esa fuente alimenticia variable e inestable, resultado directo de los impredecibles cambios en los patrones de los vientos y corrientes oceánicas. La comprensión de esas características requiere un entendimiento del medio físico que ha influido sobre estas especies en el período evolutivo, a través del proceso de selección natural.

A corto plazo, las variaciones de un año a otro en las temperaturas del agua y de las corrientes que rodean las islas son decisivas para comprender la dinámica poblacional de esta especie. Los periódicos aumentos y disminuciones en la población de los pingüinos de las Galápagos son una respuesta directa a la disponibilidad de los recursos alimenticios.

En los capítulos que conforman la Segunda parte, observaremos aquellas características del medio físico terrestre que influyen directamente en su habitabilidad. Exploraremos las características de los dos medios dominantes que caracterizan nuestro planeta: la tierra y el agua. Comenzaremos por examinar el clima terrestre (Capítulo 3); el amplio rango de patrones de temperatura, vientos, precipitaciones, estacionalidades y corrientes oceánicas. Centraremos nuestra atención en las características físicas dominantes del medio acuático (Capítulo 4) y terrestres (Capítulo 5). Estos capítulos sentarán las bases de nuestro estudio en la Tercera parte de las adaptaciones de las plantas y los animales a estos ambientes físicos.

Capítulo 3 | Clima

3.1 La Tierra intercepta la radiación solar
3.2 La radiación solar interceptada varía según las estaciones
3.3 La temperatura del aire disminuye con la altitud
3.4 Las masas de aire circulan de forma global
3.5 La energía solar, el viento y la rotación de la Tierra crean corrientes oceánicas
3.6 La temperatura influye en el contenido de humedad del aire
3.7 Las precipitaciones tienen un patrón global característico
3.8 La topografía influye en los patrones locales y regionales de las precipitaciones
3.9 Suceden variaciones irregulares en el clima a escala regional
3.10 La mayoría de los organismos habita en microclimas

¿Qué es lo que determina que una región geográfica en particular sea una selva tropical, una llanura cubierta de hierba o un paisaje árido de dunas de arena? El aspecto del medio físico que más influye en un ecosistema particular, porque impone la mayor parte de las restricciones al organismo, es el clima.

El *clima* es uno de esos términos que solemos utilizar sin mucha precisión. De hecho, muchas veces las personas confunden el clima con el tiempo atmosférico. Tiempo atmosférico es la combinación de temperatura, humedad, precipitaciones, viento, nubosidad y otras condiciones atmosféricas que suceden en un momento y lugar determinados. Clima es el patrón promedio del tiempo atmosférico a largo plazo y puede ser local, regional o global.

La estructura de los ecosistemas terrestres está, en gran parte, determinada por las plantas que predominan, las cuales son, a su vez, un reflejo de las condiciones físicas ambientales dominantes, concretamente del clima (véase el Capítulo 23). Las variaciones geográficas del clima, principalmente de las temperaturas y las precipitaciones, determinan la distribución a gran escala de la vegetación y, por consiguiente, de la naturaleza de los ecosistemas terrestres (Figura 3.1). En este capítulo, aprenderemos de qué modo los climas determinan la disponibilidad de calor y agua en la superficie terrestre e influyen en la cantidad de energía solar que las plantas pueden utilizar.

3.1 | La Tierra intercepta la radiación solar

La atmósfera terrestre intercepta la radiación solar en su parte exterior. La interacción molecular resultante crea calor y genera patrones térmicos que, junto con la rotación y el movimiento de la Tierra, producen los vientos dominantes y las corrientes oceánicas. Estos movimientos de aire y agua, a su vez, influyen en los patrones del tiempo atmosférico de la tierra, incluida la distribución de las precipitaciones.

La radiación solar, la energía electromagnética que irradia el Sol, viaja casi sin ningún obstáculo a través del vacío espacial, hasta que alcanza la atmósfera terrestre. Los científicos conceptualizaron la radiación solar como una corriente de fotones, o paquetes de energía, que, según una de las grandes paradojas de la ciencia, se comportan indistintamente como ondas o como partículas, según el modo en que se observen. Los científicos describen esta energía en términos de su longitud de onda (λ), o la distancia física entre las sucesivas crestas, y la frecuencia (ν) o el número de crestas que pasan por segundo por un punto determinado. Todos los objetos emiten energía radiante (véase Cuan-

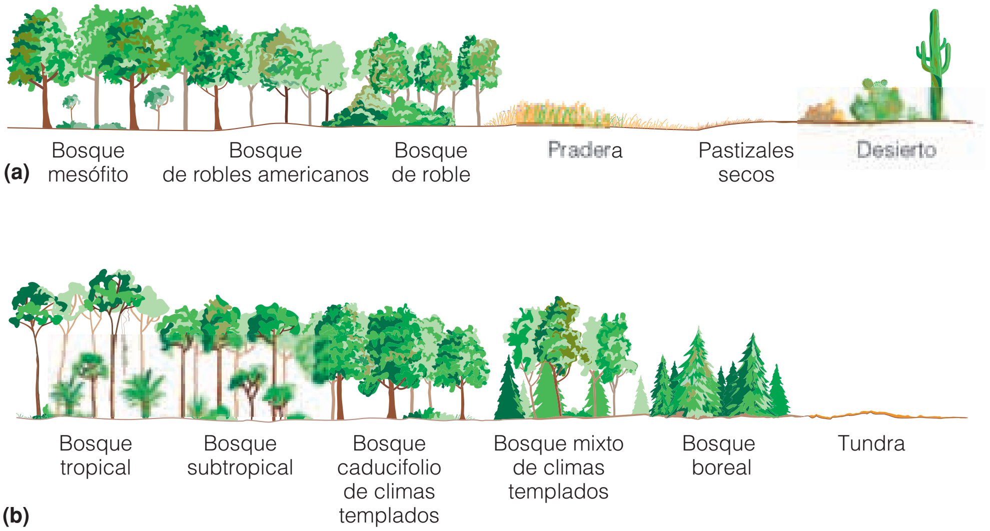


Figura 3.1 | Gradientes de la vegetación de Norteamérica de Este a Oeste y de Sur a Norte. **(a)** El gradiente de Este a Oeste refleja un decrecimiento en las precipitaciones anuales (no trascienden las Montañas Rocosas). **(b)** Los gradientes de Sur a Norte reflejan un decrecimiento en el promedio de las temperaturas anuales. Nótese que, tanto con el decrecimiento de las temperaturas como de las precipitaciones, disminuye el tamaño de la vegetación. Véase el Capitulo 23 para una discusión más detallada de las características y la distribución de los ecosistemas terrestres.

tificando la ecología 3.1: La transferencia de energía a través de la radiación), que normalmente cruza un amplio espectro de longitudes de onda. La naturaleza exacta de la energía emitida, sin embargo, depende de la temperatura del objeto (Figura 3.2). Cuanto más caliente esté el objeto, más energía poseen los fotones que emite y más corta es la longitud de onda. Una superficie muy caliente como la del Sol (~5.800 °C), emite principalmente **radiación de onda corta**. Por el contrario, los objetos más fríos, como la superficie de la Tierra (con una temperatura media de 15 °C) emiten una radiación de longitud de onda más larga, o **radiación de onda larga**.

De la radiación solar que alcanza la parte superior de la atmósfera terrestre, sólo un 51 por ciento llega hasta la superficie de la Tierra. ¿Qué sucede con toda la energía entrante? Si se toma la cantidad de radiación solar que alcanza la atmósfera en 100 unidades de media, las nubes y la atmósfera reflejan y dispersan 26 unidades, y la superficie de la tierra refleja 4 unidades más, lo que da un total de 30 unidades reflejadas nuevamente hacia el espacio (Figura 3.3). La atmósfera y las nubes, en conjunto, absorben otras 19 unidades (lo que da un total de 49 unidades), y quedarían 51 unidades de radiación solar directa e indirecta para ser absorbidas por la superficie de la tierra.

De las 51 unidades que alcanzan la superficie, 23 se utilizan en la evaporación del agua y otras 7 calientan el aire adyacente a la superficie, lo que deja 21 unidades para templar las masas continentales y los océanos. Las masas continentales y los océanos, a su vez, emiten radiaciones hacia la atmósfera en forma de radiaciones de onda larga (térmicas). La cantidad de radiación de onda larga emitida por la superficie terrestre excede las 21 unidades de radiación solar absorbidas.

En realidad, en total, se emiten unas 117 unidades. ¿Cómo es esto posible? Sucede porque la superficie recibe radiación solar (de onda corta) sólo durante el día, pero emite constantemente radiación de onda larga, tanto durante el día como durante la noche. Además, la atmósfera que la cubre sólo permite que una pequeña fracción de energía (6 unidades) la traspase hacia el espacio. La mayoría (111 unidades) se absorbe por el vapor de agua y el CO_2 de la atmósfera y las nubes. Gran parte de esta energía (96 unidades) se irradia nuevamente hacia la Tierra y produce el efecto invernadero (véase el Capítulo 29), fundamental para mantener el calor de la superficie terrestre. Como resultado, la superficie de la Tierra recibe casi el doble de radiación de onda larga de la atmósfera que radiación de onda corta del Sol. En todos estos intercambios, la energía perdida en la superficie terrestre (30 unidades + 117 unidades = 147 unidades) se equilibra exactamente con la energía obtenida (51 unidades + 96 unidades = 147 unidades) (véase la Figura 3.3). La economía de la radiación de la Tierra está en equilibrio.

La radiación electromagnética emitida por el Sol recubre una amplia gama de longitudes de onda. Del rango total de radiación solar que alcanza la atmósfera terrestre, la longitud de onda de aproximadamente 400 a 700 nm (un nanómetro es la mil millonésima parte de un metro) es la que constituye la **luz visible** (Figura 3.4). En conjunto, esas longitudes de onda se conocen como **radiación fotosintéticamente activa (PAR)**, porque incluyen las longitudes de onda que utilizan las plantas como fuente de energía en el proceso de la fotosíntesis (véase el Capítulo 6). Las longitudes de onda más cortas que el rango de la luz visible pertenecen a la luz ultravioleta (UV). Hay dos tipos de luz ultravioleta: la UV-A, con longitudes de onda entre 315 nm y 380 nm y la UV-B, con longitudes de onda de 280 a 315 nm. La radiación con longitud de onda mayor que el rango de la luz visible es la infrarroja. La infrarroja cercana incluye longitudes de onda de aproximadamente 740 a 4.000 nm, y la infra-

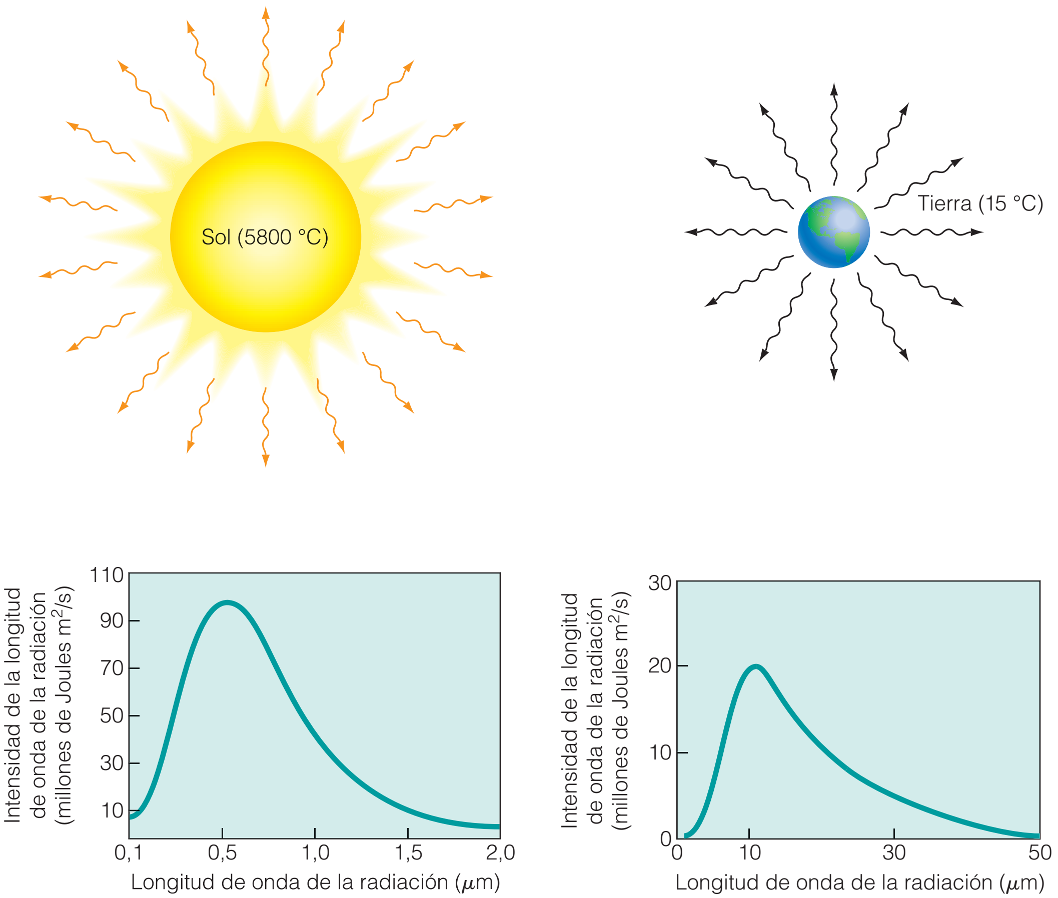


Figura 3.2 | La longitud de onda de la radiación que emite un objeto es una función de su temperatura. El sol, con una temperatura media de 5800 °C en su superficie, emite una radiación de onda relativamente corta comparada con la de la tierra, que tiene una temperatura media de 15 °C en su superficie, y que emite una radiación de onda relativamente larga. Al comparar estos dos gráficos, nótese la diferencia de escala (1 J/s = 1 W).

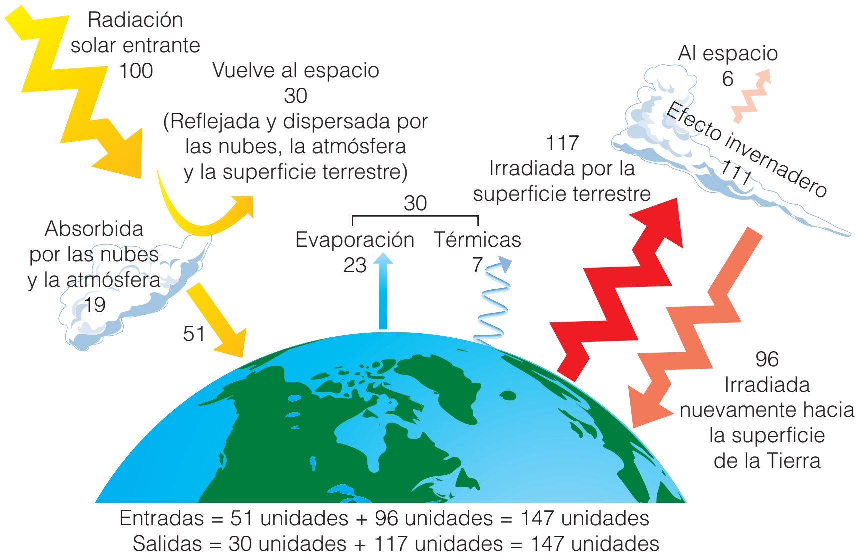

Radiación solar entrante
100
Vuelve al espacio
30
(Reflejada y dispersada por las nubes, la atmósfera y la superficie terrestre)
Al espacio
6
Efecto invernadero
111
117
Irradiada por la superficie terrestre
30
Evaporación
23
Térmicas
7
Absorbida por las nubes y la atmósfera
19
51
96
Irradiada nuevamente hacia la superficie de la Tierra
Entradas = 51 unidades + 96 unidades = 147 unidades
Salidas = 30 unidades + 117 unidades = 147 unidades

Figura 3.3 | Distribución de la energía solar que alcanza la atmósfera terrestre. Las entradas incluyen la radiación solar (de onda corta) y la radiación de onda larga irradiada hacia la Tierra como una función del efecto invernadero. Las salidas incluyen el calor procedente de la evaporación de la superficie y la energía térmica y de onda larga que irradia de la superficie de la Tierra.

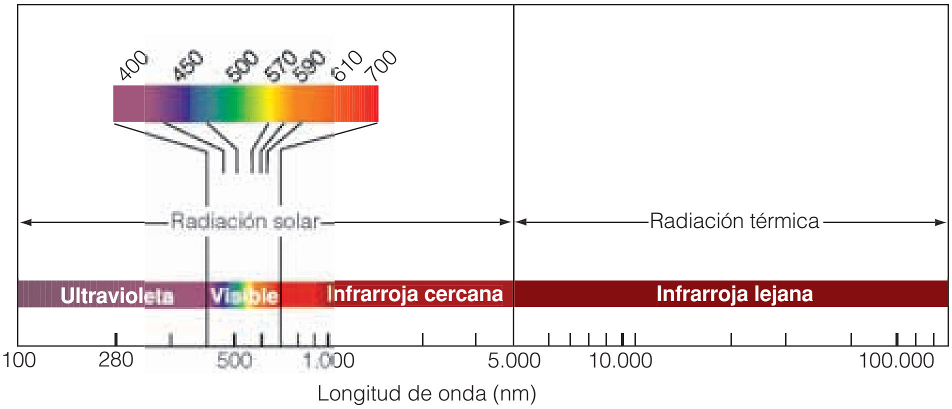


Figura 3.4 | Una porción del espectro electromagnético, separado en radiaciones térmica y solar. Las ondas de luz ultravioleta, las visibles y las infrarrojas representan sólo una pequeña parte del espectro. Hacia la izquierda de la radiación ultravioleta hay rayos X y rayos gamma (no se muestran). (Adaptación de Halverson y Smith 1979.)

rroja lejana o radiación térmica incluye longitudes de onda de 4.000 a 100.000 nm.

3.2 | La radiación solar interceptada varía según las estaciones

La cantidad de energía solar interceptada en cualquier punto de la superficie terrestre varía notablemente según la latitud (Figura 3.5). Hay dos factores que influyen en esta variación. En primer lugar, a mayor latitud la radiación impacta contra la superficie en un ángulo más pronunciado, y se dispersa la luz del sol en un área más amplia. En segundo lugar, la radiación que penetra en la atmósfera con un ángulo más inclinado debe viajar a través de una capa de aire de mayor espesor. En el proceso, encuentra más partículas en la atmósfera, que la reflejan en mayor cantidad hacia el espacio.

Aunque la variación en la radiación solar que llega a la superficie de la Tierra en las diferentes latitudes puede explicar el gradiente de temperatura decreciente desde el Ecuador hacia los polos, no explica la variación sistemática que sucede en el transcurso de un año. ¿Qué es lo que hace cambiar las estaciones en la Tierra? ¿Por qué los días cálidos del verano dejan lugar a los cambiantes colores del otoño, o las gélidas temperaturas y el paisaje nevado del invierno pasan a ser un manto verde con la llegada de la primavera? La explicación es bastante simple. Esto ocurre porque la Tierra no está derecha, sino más bien inclinada hacia un lado.

La Tierra, como todos los planetas, está sujeta a dos movimientos diferentes. Mientras describe su órbita alrededor del Sol, rota sobre el eje que atraviesa los polos Norte y Sur, y da lugar a la luminosidad del día seguida por la oscuridad de la noche (el ciclo diurno). La tierra gira alrededor del Sol en el denominado plano de la eclíptica (un plano por el que viajan todos los planetas a excepción de Plutón). Casualmente, el eje de giro de la Tierra no es perpendicular a la eclíptica sino que está inclinado en un ángulo de 23,5º (Figura 3.6). Esta inclinación es la responsable de las variaciones estacionales de temperatura y de la duración del día. Sólo en el Ecuador hay exactamente 12 horas de luz y de oscuridad todos los días del año. En el equinoccio primaveral (aproximadamente el 21 de marzo) y el equinoccio otoñal (aproximadamente el 22 de septiembre), la radiación solar incide directamente sobre el Ecuador (Figura 3.6b). En ese momento, la región ecuatorial posee un calor más intenso y en todos los puntos de la Tierra se producen las mismas 12 horas de día y noche.

En el solsticio de verano (22 de junio) en el hemisferio Norte, los rayos solares inciden directamente sobre el Trópico de Cáncer (23,5º latitud Norte) (Figura 3.6a). Este es el momento en el que los días son más largos en el hemisferio Norte, y el Sol calienta la superficie más intensamente. Por

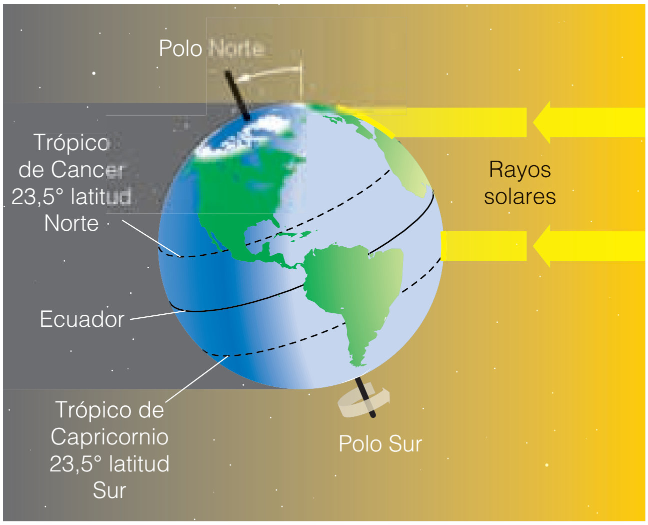

Polo Norte
Trópico de Cancer 23,5° latitud Norte
Ecuador
Trópico de Capricornio 23,5° latitud Sur
Rayos solares
Polo Sur

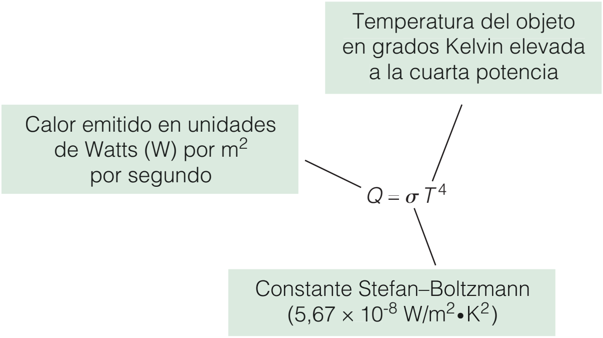
Figura 3.5 | La radiación solar emitida hacia la Tierra en las latitudes altas llega en un ángulo oblicuo y se dispersa por un área amplia. Por lo tanto, es menos intensa que la energía que cae verticalmente sobre el Ecuador.

Cuantificando la ecología 3.1 | La transferencia de energía a través de la radiación

Hay tres mecanismos a partir de los cuales la energía se transfiere entre los objetos. La conducción es la transferencia de energía (calor) a través de los movimientos moleculares. Para que esta forma de transferencia ocurra, los dos objetos deben estar en contacto físico directo. La conducción explica la transferencia de energía a través de los sólidos. La transferencia de energía a través del movimiento en masa de un fluido, sea gas o líquido, se llama convección. La tercera forma de transferencia de energía es la radiación, o la transferencia de energía a través de rayos electromagnéticos.

La transferencia de energía a través de la radiación electromagnética del Sol (radiación solar) es la que provee la energía que dirige el sistema climático de la Tierra. Sin embargo, todos los objetos que poseen una temperatura mayor al cero absoluto (0 K) emiten radiación electromagnética, donde la energía es llevada por fotones de luz en las porciones infrarrojas y visibles del espectro electromagnético (véase la Figura 3.3). La transferencia de calor radiante difiere de la de la conducción y la convección en que no requiere medio, con la energía emitida en forma de fotones que viajan a la velocidad de la luz. Es la energía radiante la que calienta nuestras caras al Sol y es el calor evidente que sentimos cuando nos acercamos al fuego.

La cantidad de energía radiante emitida desde cualquier objeto a su alrededor es una función de su temperatura y se describe mediante la siguiente ecuación:


Temperatura del objeto en grados Kelvin elevada a la cuarta potencia
Calor emitido en unidades de Watts (W) por m^2 por segundo
$Q = \sigma T^4$
Constante Stefan–Boltzmann ($5{,}67 \times 10^{-8}$ W/m^2•K^2)

Por ejemplo, podemos utilizar esta fórmula para calcular la energía radiante por metro cuadrado emitida por el Sol (temperatura media de 6000 K):

$$5{,}67 \times 10^{-8}\ (\mathrm{W/m^2 \cdot K^4}) \times 6.000^4\ (\mathrm{K}) = 7{,}3 \times 10^{7} (\mathrm{W/m^2})$$

El cálculo anterior es para la cantidad máxima de radiación que cualquier superficie puede emitir para una temperatura determinada. Si una superficie emite esta cantidad máxima de radiación, se la conoce como *cuerpo negro*. La mayoría de las superficies no son cuerpos negros y emiten sólo una fracción de la cantidad de radiación térmica que un cuerpo negro emitiría. Esta fracción es conocida como emisividad *(e)*. Los valores de la emisividad oscilan entre 0 y 10. Si una superficie emite sólo la mitad de la radiación de un cuerpo negro, se dice que posee una emisividad de 0,5. Si emite 1/10 o 0,1 de un cuerpo negro posee un emisividad de 0,1, etcétera. Los objetos más reflectantes tienen una emisividad cercana a cero, los objetos opacos o negros tienen un valor cercano a uno. El comportamiento del Sol y la Tierra se aproxima al de los cuerpos negros. Si se toma en consideración el concepto de emisividad, podemos aplicar la ecuación anterior para aplicarla a todos los objetos:

$$Q = e\sigma T^4$$

Los objetos generalmente emiten radiaciones en varias longitudes de onda (véase Figura 3.2); sin embargo, habrá una longitud de onda en la cual el objeto emita la mayor parte. La longitud de onda dominante, designada con el término $\lambda_{\text{máx}}$, es una función de la temperatura en la que la longitud de onda aumenta cuando la temperatura disminuye (véase la Figura 3.2). La longitud de onda dominante de un objeto puede determinarse basándose en la ley de Wein:

$$\lambda_{\text{máx}} = 2.897\ \mu m/T(\mathrm{K})$$

T es la temperatura del objeto en grados Kelvin (K = °C + 273,15). Puede utilizarse esta fórmula para calcular las diferencias en las longitudes de onda dominantes emitidas por el Sol y la Tierra y que se presentan en la Figura 3.2. ●

1. El valor de la emisividad para el cuerpo humano es de $e = 0{,}7$. Calcule la transferencia de la energía radiante hacia el aire que rodea su cuerpo (por metro cuadrado de área de superficie) y asuma que la temperatura del cuerpo es de 98,6 °F, o de 310 K.
2. ¿Cuál es la longitud de onda dominante de la radiación electromagnética que emite el cuerpo humano? Utilice la Figura 3.4, identifique el tipo de radiación (infrarroja lejana, infrarroja cercana, visible, etc.). Nótese que la escala de la Figura 3.4 está en nanómetros (nm), mientras que las unidades para el cálculo anterior están en micrómetros (µm). Para hacer que estas unidades sean comparables, primero debe realizar la conversión (nm = μm × 1.000).

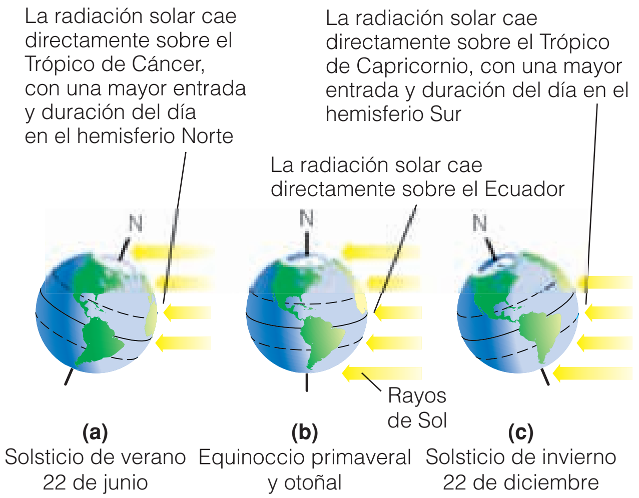

La radiación solar cae directamente sobre el Trópico de Cáncer, con una mayor entrada y duración del día en el hemisferio Norte
La radiación solar cae directamente sobre el Trópico de Capricornio, con una mayor entrada y duración del día en el hemisferio Sur
La radiación solar cae directamente sobre el Ecuador
N
N
N
Rayos de Sol
(a)
Solsticio de verano 22 de junio
(b)
Equinoccio primaveral y otoñal
(c)
Solsticio de invierno 22 de diciembre

Figura 3.6 | Ángulo del Sol y círculo de iluminación en los equinoccios y en los solsticios de invierno y de verano.

el contrario, el hemisferio Sur atraviesa en ese momento el invierno. En el solsticio de invierno (22 de diciembre) en el hemisferio Norte, los rayos solares inciden directamente sobre el Trópico de Capricornio (23,5° latitud Sur) (Figura 3.6c). En este periodo es verano en el hemisferio Sur, mientras que en el hemisferio Norte los días son más cortos y las temperaturas más frías. De este modo, el solsticio de verano en el hemisferio Norte corresponde al solsticio de invierno en el hemisferio Sur.

La estacionalidad de la radiación solar, la temperatura y la duración del día se incrementan con la latitud. En los círculos polares ártico y antártico (66,5° latitudes Norte y Sur, respectivamente), la duración del día oscila entre 0 y 24 horas durante el transcurso del año. Los días se acortan hasta el solsticio de invierno, una jornada de continua oscuridad. Los días se alargan en la primavera, y en el solsticio de verano, el Sol nunca se pone.

La figura 3.7 muestra cómo varía sobre la tierra la radiación solar anual, estacional y diaria. Aunque, en teoría, cada lugar de la Tierra recibe la misma cantidad de luz de día durante el transcurso de un año, en las latitudes altas donde el Sol nunca da de pleno, la entrada de radiación solar es la más baja. Este patrón de exposición variante a la radiación solar controla la temperatura media anual del globo (Figura 3.8). Al igual que la radiación solar anual, las temperaturas medias anuales son más elevadas en las regiones tropicales y disminuyen a medida que nos dirigimos hacia los polos.

3.3 | La temperatura del aire disminuye con la altitud

En tanto que el grado y la duración de la exposición a la radiación solar pueden explicar muchas variaciones en las temperaturas diarias, latitudinales y estacionales, no explican por qué el aire se enfría con el aumento de la altitud. El Monte Kilimanjaro, por ejemplo, se erige en una llanura cálida de la zona tropical del Este de África, pero su cima está cubierta de hielo y nieve. La explicación de esta aparente rareza de la existencia de nieve en el trópico radica en las propiedades físicas del aire. El peso de todas las moléculas de aire que rodean la Tierra alcanza la sorprendente cifra de 5.600 billones de toneladas. El peso del aire actúa como una fuerza sobre la superficie de la tierra, y la cantidad de fuerza ejercida sobre un área determinada de la superficie se denomina **presión atmosférica**, o presión del aire. Imaginemos una columna vertical de aire. La presión en cualquier punto de la columna puede medirse en términos de la masa total de aire por encima de ese punto. A medida que nos elevamos, la masa de aire disminuye, y por lo tanto la presión desciende. Aunque la presión atmosférica disminuye de manera continua, la tasa de disminución se va ralentizando con el incremento de la altitud (Figura 3.9). Debido a que la presión del aire es mayor sobre la superficie de la Tierra, la densidad del aire (el número de moléculas por unidad de volumen) es elevada, y disminuye de manera análoga a la presión del aire, a medida que subimos de altitud. A medida que la altitud sobre el nivel del mar aumenta, tanto la presión del aire como la densidad disminuyen. Aunque para una altitud de 50 km, la presión de aire es sólo del 0,1 por ciento de la registrada a nivel del mar, la atmósfera continúa extendiéndose hacia arriba por muchos cientos de kilómetros, y gradualmente se va haciendo más delgada hasta fusionarse con el espacio exterior.

Aunque tanto la presión del aire como la densidad disminuyen sistemáticamente con la altura sobre el nivel del mar, la temperatura del aire tiene un perfil un poco más complicado. La temperatura del aire normalmente disminuye desde la superficie de la Tierra hasta una altitud de aproximadamente 11 km. El ritmo al que disminuye la temperatura con la altitud se denomina **gradiente adiabático**.

La disminución de la temperatura del aire a medida que nos alejamos de la superficie de la Tierra está originada por dos factores. Dada la alta densidad del aire en la superficie, sus moléculas colisionan, lo que genera calor. La disminución en la densidad del aire a mayor distancia de la Tierra produce menos colisiones, y, de este modo, se genera menos calor. Sin embargo, la razón principal por la cual disminuye la temperatura del aire al aumentar la altitud es el correspondiente descenso en el «efecto de calentamiento» de la superficie de la Tierra. La absorción de la radiación solar aporta calor a la superficie de la Tierra. La energía (radiación de onda larga) se emite hacia arriba desde la superficie, lo que calienta el aire que se encuentra por encima. Este proceso de transferencia continúa hacia arriba a medida que el calor fluye de forma espontánea desde las zonas más calientes hacia las más frías, pero a una tasa que

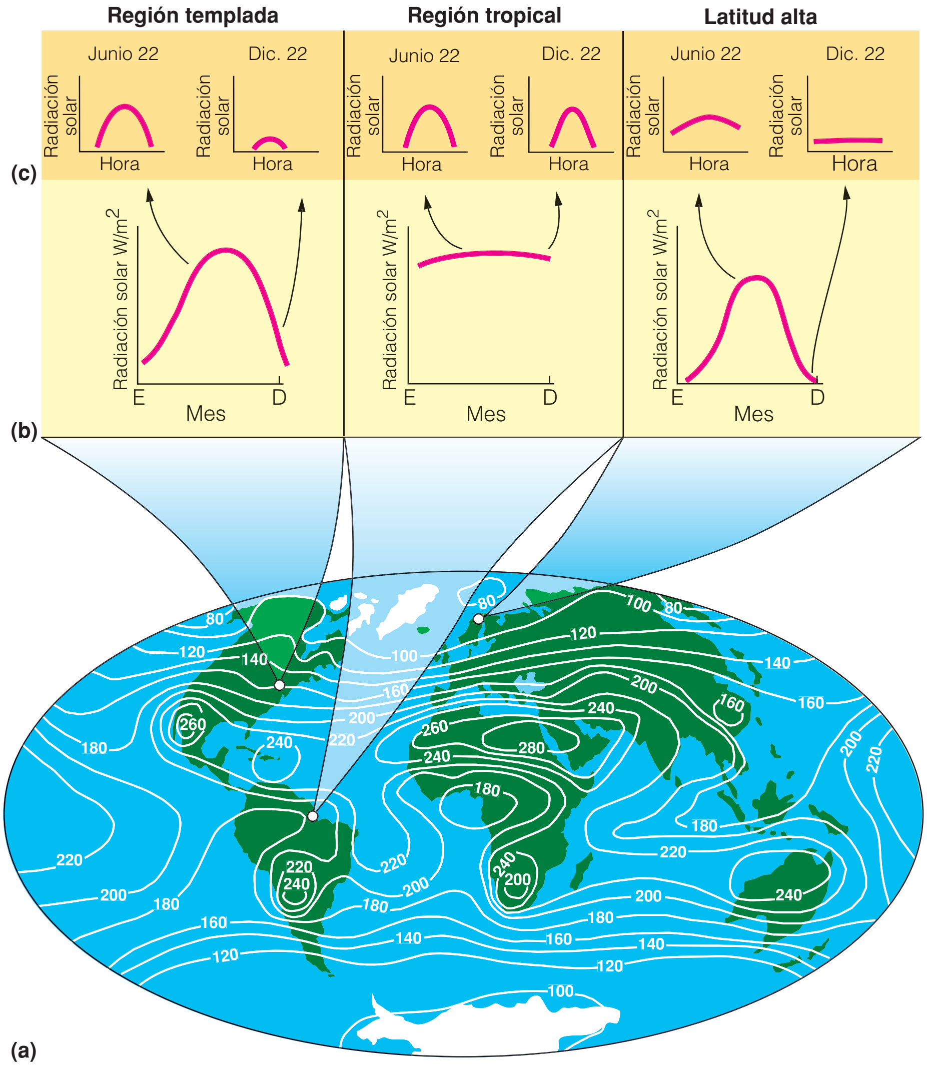
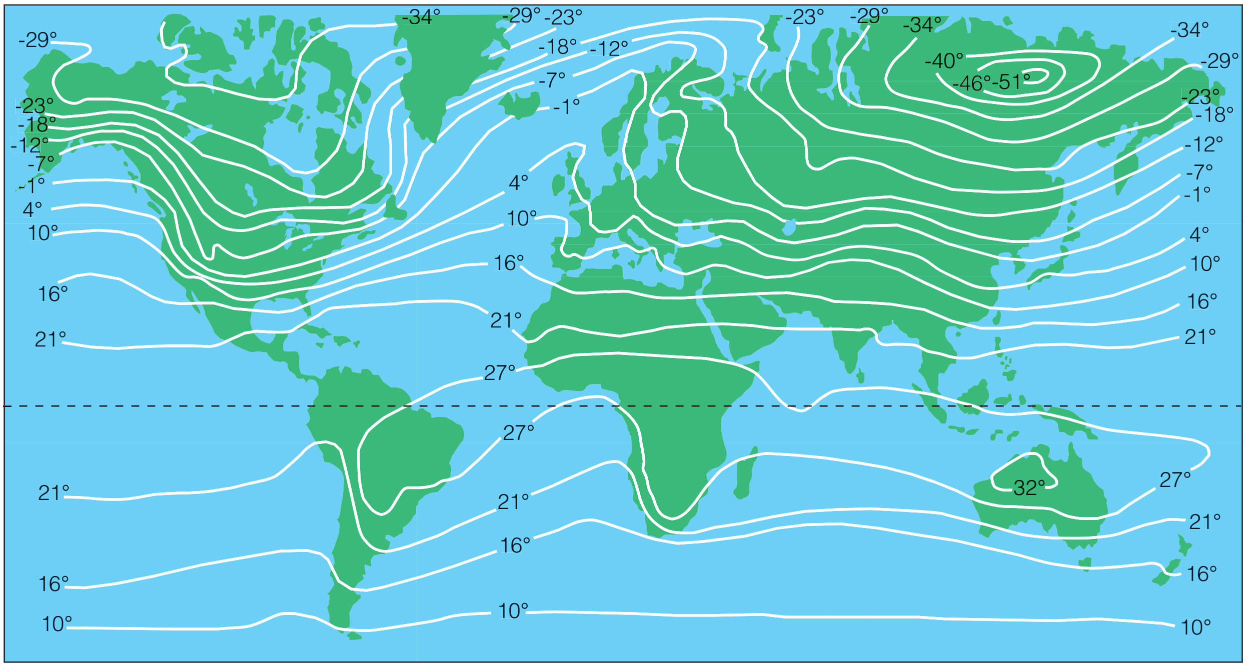


Figura 3.7 | Variación anual de la radiación solar en la Tierra. **(a)** Radiación solar global. **(b)** Variaciones en la radiación solar a lo largo del año en tres puntos: una región templada, una región tropical y una región de latitud alta. **(c)** Variaciones diurnas en la radiación solar en dos días del año: el solsticio de verano y el solsticio de invierno. (Adaptado de Barry y Chorley, 1992.)

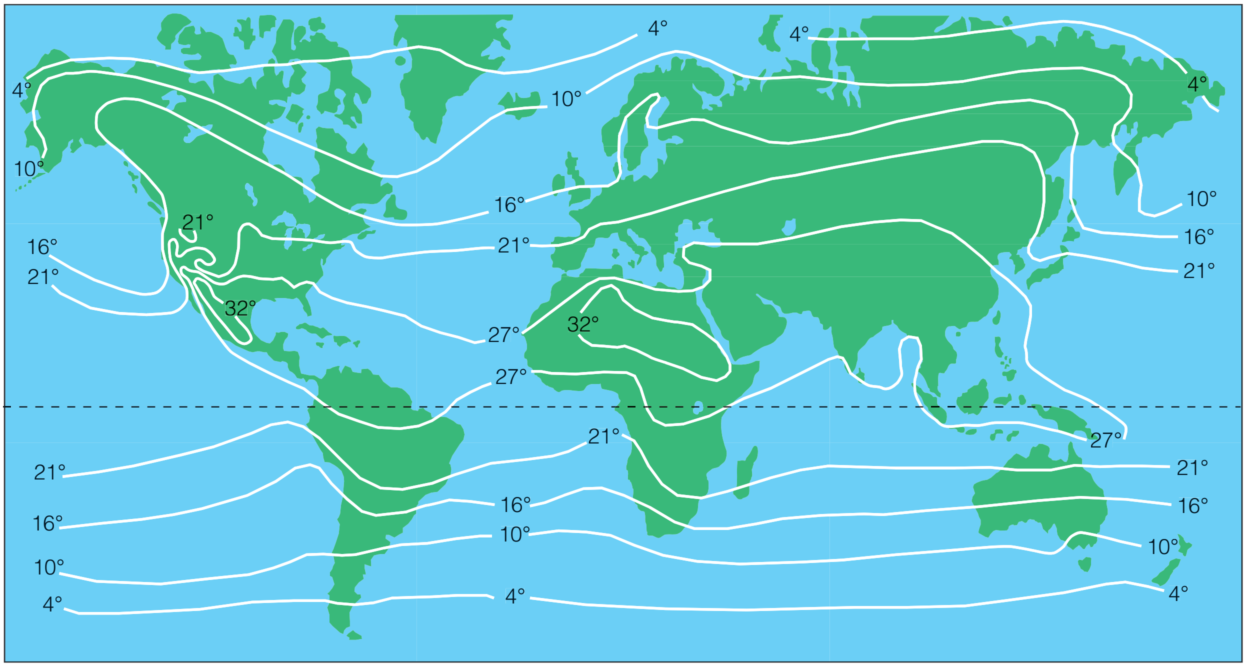
disminuye de forma constante, ya que la energía emitida desde la superficie se disipa.

A diferencia de la presión y la densidad del aire, la temperatura del aire no disminuye de forma ininterrumpida según aumenta la altitud desde la superficie de la Tierra. De hecho, en algunos puntos de la atmósfera, un cambio de altitud puede resultar en un cambio abrupto de temperatura. Los científicos que estudian la atmósfera se sirven de estas altitudes en las cuales las temperaturas cambian abruptamente para distinguir las distintas regiones de la atmósfera (Figura 3.10). Comenzando desde la superficie de la Tierra, las regiones se denominan troposfera, estratosfera, mesosfera, y termosfera. Las zonas que limitan estas cuatro regiones de la atmósfera se denominan tropopausa, estratopausa y mesopausa, respectivamente. Las dos regiones más importantes en términos de clima, y, por lo tanto, para la vida sobre la Tierra son la troposfera y la estratosfera.

Hasta el momento, se supone que el cambio en la temperatura del aire en función del aumento de altitud no implica un movimiento vertical de aire desde la superficie hasta el límite superior de la atmósfera. Sin embargo, cuando un volumen de aire en la superficie se calienta, comienza a flotar y a elevarse (de la misma forma en la que lo hace un globo aerostático). Mientras el volumen de aire (denominado bolsa de aire) se eleva, la disminución de la


-34°
-29°
-23°
-18°
-12°
-7°
-1°
-23°
-29°
-34°
-40°
-46°
-51°
-34°
-29°
-23°
-18°
-12°
-7°
-1°
4°
10°
16°
21°
-29°
-23°
-18°
-12°
-7°
-1°
4°
10°
16°
21°
4°
10°
16°
21°
27°
27°
21°
16°
10°
32°
27°
21°
16°
10°
21°
16°
10°

(a) Isotermas (líneas de igual temperatura) de enero alrededor de la Tierra


4°
4°
4°
10°
4°
10°
16°
21°
21°
16°
21°
32°
27°
32°
27°
10°
16°
21°
21°
27°
21°
16°
10°
4°
16°
10°
4°
21°
16°
10°
4°

(b) Isotermas (líneas de igual temperatura) de julio alrededor de la Tierra

Figura 3.8 | Promedio de cambio de temperaturas anuales globales según la latitud y la estación. **(a)** Temperaturas medias al nivel del mar (°C) en enero. **(b)** Temperaturas medias al nivel del mar (°C) en julio. Nótense las temperaturas más bajas durante el invierno del hemisferio Norte (enero), las más altas temperaturas durante el verano del hemisferio Sur, y la inversión de los patrones de temperatura con el cambio hacia el verano en el hemisferio Norte y hacia el invierno en el hemisferio Sur (julio).

presión hace que se expanda y se enfríe. La disminución en la temperatura del aire por expansión, en oposición a la que se produce por pérdida de calor hacia la atmósfera circundante, se denomina **enfriamiento adiabático**. Ocurre lo mismo en un aparato de aire acondicionado donde el líquido refrigerante se encuentra comprimido. A medida que el

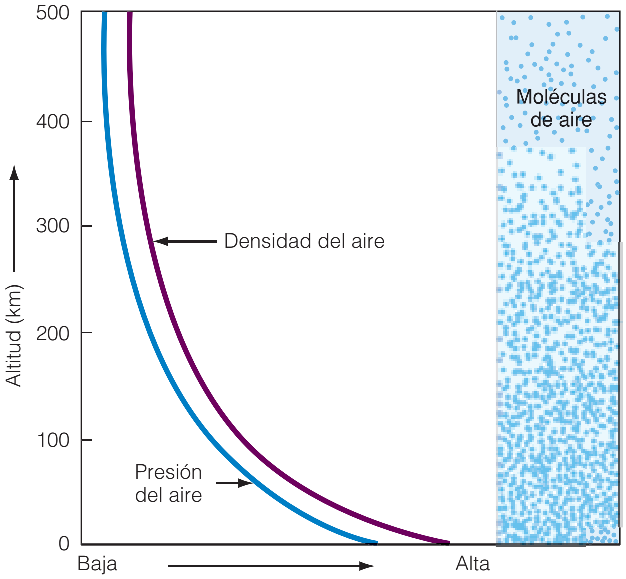


Figura 3.9 | Tanto la presión del aire como la densidad del aire descienden a medida que se incrementa la altitud sobre el nivel del mar.

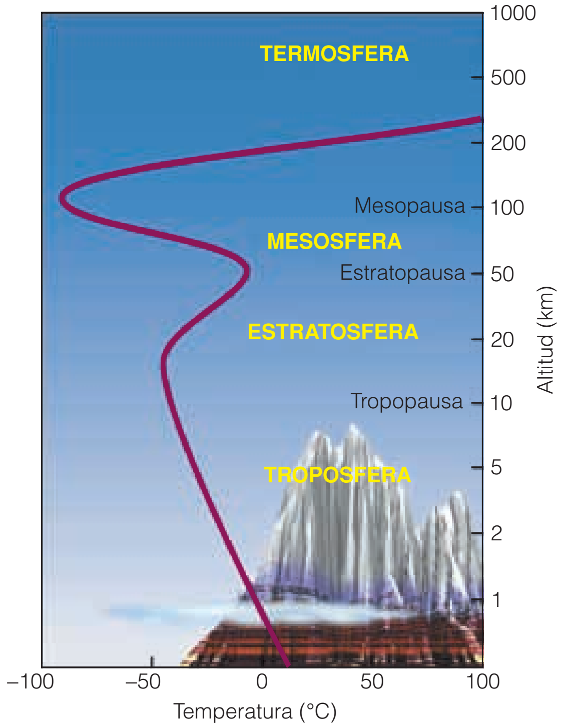


Figura 3.10 | Cambios en la temperatura atmosférica (promedio global) con la altitud sobre el nivel del mar. Las regiones de la atmósfera se encuentran rotuladas y el Monte Everest (la cumbre más alta de la Tierra) se encuentra dibujada para facilitar la perspectiva. (Adaptado de Graedel y Crutzen, 1995.)

líquido refrigerante pasa del compresor a las bobinas, la disminución de la presión hace que se expanda y se enfríe.

La tasa de enfriamiento adiabático depende de la cantidad de humedad que haya en el aire. El enfriamiento adiabático de aire seco es de aproximadamente 10 °C por cada 1.000 m de elevación. El aire húmedo se enfría más lentamente (~6 °C cada 1.000 m). La tasa de cambio de temperatura con la elevación se denomina **gradiente adiabático**.

3.4 | Las masas de aire circulan de forma global

El manto de aire que rodea al planeta (la atmósfera) no es estático. Se encuentra en un estado de constante movimiento que se origina en las masas de aire que se elevan y descienden y en el movimiento de rotación de la Tierra sobre su eje. La región ecuatorial recibe la mayor entrada anual de radiación solar. El aire caliente se eleva por ser menos denso que el aire frío que se encuentra por encima. El aire calentado en la región ecuatorial se eleva hasta el límite de la atmósfera, lo que establece una zona de bajas presiones en la superficie (Figura 3.11). Dado que hay más aire en elevación, la masa de aire se ve forzada a esparcirse con dirección al polo Norte y al polo Sur. Mientras estas masas de aire se mueven en dirección a los polos, se enfrían, se hacen más pesadas, y descienden. Cuando esto sucede, la presión del aire aumenta en la superficie (zona de altas presiones). Este aire frío y pesado luego se desplaza hacia el Ecuador, y reemplaza el aire caliente que se eleva en los trópicos.

Si la Tierra permaneciera inmóvil y no tuviera masas continentales irregulares, la atmósfera circularía como se

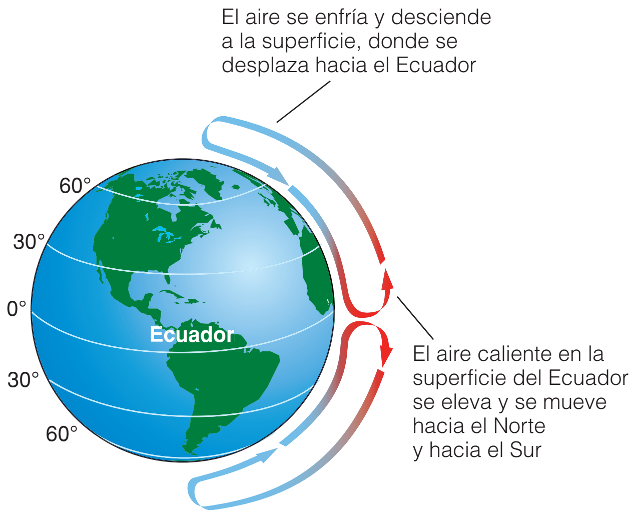

El aire se enfría y desciende a la superficie, donde se desplaza hacia el Ecuador
60°
30°
0°
30°
60°
Ecuador
El aire caliente en la superficie del Ecuador se eleva y se mueve hacia el Norte y hacia el Sur

Figura 3.11 | La circulación de células de aire y vientos dominantes en un planeta Tierra imaginario y fijo. El aire calentado en el Ecuador se eleva y se mueve hacia el Norte y hacia el Sur. Se enfría en los polos, desciende y se mueve nuevamente hacia el Ecuador.

observa en la Figura 3.11. La Tierra, sin embargo, gira sobre su eje desde el Oeste hacia el Este. Aunque cada punto de la superficie de la Tierra realiza un giro completo cada 24 horas, la velocidad de rotación varía con la latitud (y con la circunferencia). En un punto del Ecuador (la circunferencia más grande, de 40.176 km), la velocidad de rotación es de 1.674 km/hora. Por el contrario, a 60º al Norte o al Sur, la circunferencia de la Tierra es aproximadamente la mitad de la del Ecuador (20.130 km), y la velocidad de rotación es de 839 km/hora. Según la ley de movimiento angular, el impulso de un objeto que se mueve desde una circunferencia mayor hacia una circunferencia menor se desviará en la dirección del giro, y un objeto que se mueve desde una circunferencia menor a una mayor, de desviará en la dirección opuesta a la del giro. Como resultado, las masas de aire y todos los objetos en movimiento en el hemisferio Norte se desvían hacia la derecha (a favor de las agujas del reloj), y en el hemisferio Sur, se desviarán hacia la izquierda (en sentido contrario a las agujas del reloj). Esta desviación en el patrón del flujo del aire se denomina **efecto de Coriolis**, cuyo nombre se debe a un matemático francés que vivió en el siglo XIX, G. C. Coriolis, quien fue el primero que analizó el fenómeno. (Figura 3.12).

Como resultado de la desviación de las masas de aire, el efecto de Coriolis impide el flujo directo y simple desde el Ecuador hacia los polos. En cambio, crea una serie de frentes de vientos dominantes, que reciben su nombre según la dirección desde la cual provengan. Estos frentes rompen el flujo simple del aire de la superficie hacia el Ecuador y el movimiento hacia los polos, y crea una serie de seis células, tres en cada hemisferio. Estas células producen zonas de mayor y menor presión a medida que las masas de aire ascienden y descienden desde y hacia la superficie respectivamente. (Figura 3.13). Para analizar el flujo de aire que circula por entre el Ecuador y los polos, comenzaremos por la región ecuatorial de la Tierra, que recibe la mayor cantidad anual de radiación solar.

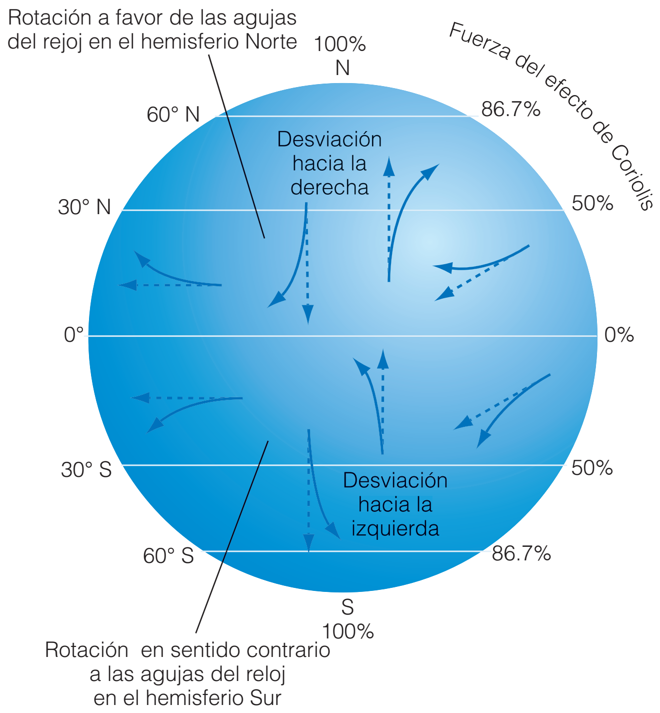

Rotación a favor de las agujas del rejoj en el hemisferio Norte
100%
N
Fuerza del efecto de Coriolis
60° N
86.7%
Desviación hacia la derecha
30° N
50%
0°
0%
30° S
50%
Desviación hacia la izquierda
60° S
86.7%
S
100%
Rotación en sentido contrario a las agujas del reloj en el hemisferio Sur

Figura 3.12 | El resultado del efecto de Coriolis en la dirección del viento. No existe tal efecto en el Ecuador, donde la velocidad lineal es la mayor, de 465 m/s (1.040 mi/h). Cualquier objeto en el Ecuador se mueve a la misma velocidad. El efecto Coriolis aumenta proporcionalmente hacia los polos. Si un objeto, incluida una masa de aire, se mueve hacia el Norte desde el Ecuador a velocidad constante, se acelerará dado que la tierra se mueve más lentamente (403 m/s a una latitud de 30°, 233 m/s a una latitud de 60°, y a 0 m/s en los polos. Como resultado, el trayecto del objeto se desvía hacia la derecha o Este en el hemisferio Norte, y hacia la izquierda u Oeste en el hemisferio Sur.

El aire que se calienta en la zona ecuatorial se eleva, y crea una zona de baja presión cerca de la superficie: la depre-

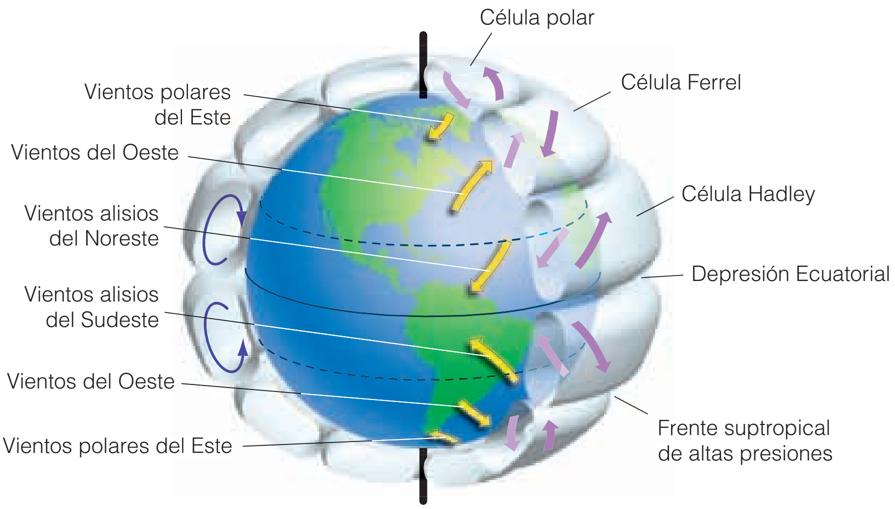

Célula polar
Vientos polares del Este
Célula Ferrel
Vientos del Oeste
Célula Hadley
Vientos alisios del Noreste
Depresión Ecuatorial
Vientos alisios del Sudeste
Vientos del Oeste
Frente suptropical de altas presiones
Vientos polares del Este

Figura 3.13 | Circulación de frentes y células de aire alrededor de una tierra en rotación. Esta circulación produce los vientos alisios, del Oeste y del Este.

sión ecuatorial. Este flujo de aire con movimiento ascendente se equilibra con un flujo de aire desde el Norte y desde el Sur hacia el Ecuador. A medida que la masa de aire caliente asciende, comienza a esparcirse, se separa hacia el Norte y hacia el Sur, hacia los polos, y disminuye su temperatura. En el hemisferio Norte, por el efecto de Coriolis, el aire es empujado hacia el Este, lo que disminuye la velocidad de su avance hacia el Norte. A aproximadamente 30º latitud Norte, el aire, que ahora es frío, desciende, y cierra la primera de las tres células, las células de Hadley, que recibe su nombre del inglés George Hadley, quien fue el primero que realizó una descripción de ese patrón de circulación en 1745. El aire que desciende forma un frente de alta presión semipermanente en la superficie y circunda la Tierra: el cinturón subtropical de altas presiones. Tras descender, el aire frío se calienta y se divide en dos corrientes que fluyen sobre la superficie. Una se mueve hacia el polo Norte y es desviada hacia la izquierda por el efecto de Coriolis, y se convierte en los **vientos dominantes del Oeste**.

Mientras tanto, la otra corriente se mueve en dirección al Sur, hacia el Ecuador, y se desvía hacia la derecha. Se convierte en los fuertes y fiables **vientos alisios**, denominados de esta forma por los marineros comerciantes del siglo XVII que los utilizaban para llegar al continente americano desde Europa. En el hemisferio Norte, estos vientos se conocen como los alisios del Norte. En el hemisferio Sur, en donde existen corrientes similares, estos vientos se conocen como alisios del Sur.

A medida que el aire templado de los vientos del Oeste se mueve con dirección al polo, se encuentra con el aire frío que se mueve hacia abajo desde el polo (aproximadamente a los 60º N). Estas dos masas de aire de temperaturas contrastantes no se mezclan con facilidad. Se encuentran separadas por un límite denominado frente polar, una zona de bajas presiones (la depresión subpolar) en donde la superficie de aire converge y se eleva. Una parte de este aire que asciende se mueve hacia el Sur, hacia la zona de calmas subtropicales, donde desciende hacia la superficie y cierra la segunda de las tres células, la célula Ferrel, cuyo nombre proviene del meteorólogo estadounidense William Ferrel.

A medida que el aire que se mueve hacia el Norte llega al polo, lentamente desciende hacia la superficie y fluye nuevamente hacia el Sur, hacia el frente polar, y completa la última de las tres células: la célula polar. Este aire con movimiento hacia el Sur se desvía hacia la derecha por el Efecto Coriolis, generando los vientos **polares del Este**. Existe un flujo similar en el hemisferio Sur (véase la Figura 3.13).

3.5 | La energía solar, el viento y la rotación de la Tierra crean corrientes oceánicas

El patrón global de los vientos dominantes juega un papel fundamental en la determinación de los patrones más importantes del flujo de agua en la superficie en los océanos de la Tierra. Estos patrones sistemáticos de movimiento de agua se denominan **corrientes**. De hecho, las corrientes más importantes de los océanos generalmente imitan el movimiento de las corrientes de viento que se encuentran sobre ellas hasta que se cruzan con algún continente.

Cada océano está dominado por dos importantes movimientos circulares de agua, llamados **circuitos oceánicos**. En cada circuito, la corriente oceánica se mueve a favor de las agujas del reloj en el hemisferio Norte y en sentido contrario a las agujas del reloj en el hemisferio Sur (Figura 3.14).

A lo largo del Ecuador, los vientos alisios empujan las aguas tibias superficiales hacia el Oeste. Cuando estas masas de agua se encuentran con los márgenes orientales de los continentes, se dividen en flujos que van hacia el Norte y hacia el Sur a través de las costas, formando los circuitos oceánicos del Norte y del Sur. A medida que las corrientes se alejan del Ecuador, se enfrían. Finalmente, se encuentran con los vientos del Oeste a latitudes más altas (30-60º N y 30-60º S), lo cual produce corrientes que se mueven hacia el Este. Cuando estas corrientes se encuentran con los márgenes occidentales de los continentes, forman corrientes frías que fluyen a lo largo de las costas hacia el Ecuador. Pasando el continente Antártico hacia el Norte, las corrientes oceánicas circulan, libres de obstáculos, alrededor del globo.

3.6 | La temperatura influye en el contenido de humedad del aire

La temperatura del aire tiene un papel decisivo en el intercambio de agua entre la atmósfera y la superficie terrestre. Siempre que la materia, incluida el agua, cambia de un estado a otro, absorbe o libera energía. La cantidad de energía liberada o absorbida (por gramo) durante un cambio de estado se conoce como **calor latente** (del latín *latens*, escondido). En el trayecto desde un estado más ordenado (líquido) hacia uno menos ordenado (gaseoso), se absorbe energía. Mientras que la transición desde un estado menos ordenado hacia uno más ordenado, se libera energía. La transformación de agua desde un estado líquido a un estado gaseoso se denomina **evaporación**, y requiere 2.260 Joules (J) de energía por gramo de agua en estado líquido convertido en vapor de agua (1 J/s = 1 W). La transformación de vapor de agua a un estado líquido se denomina **condensación**, y libera una cantidad equivalente de energía. Cuando el aire entra en contacto con agua en estado líquido, ocurre un intercambio libre de moléculas de agua entre el aire y la superficie del agua. Cuando la tasa de evaporación es igual a la tasa de condensación, se dice que el aire se encuentra saturado.

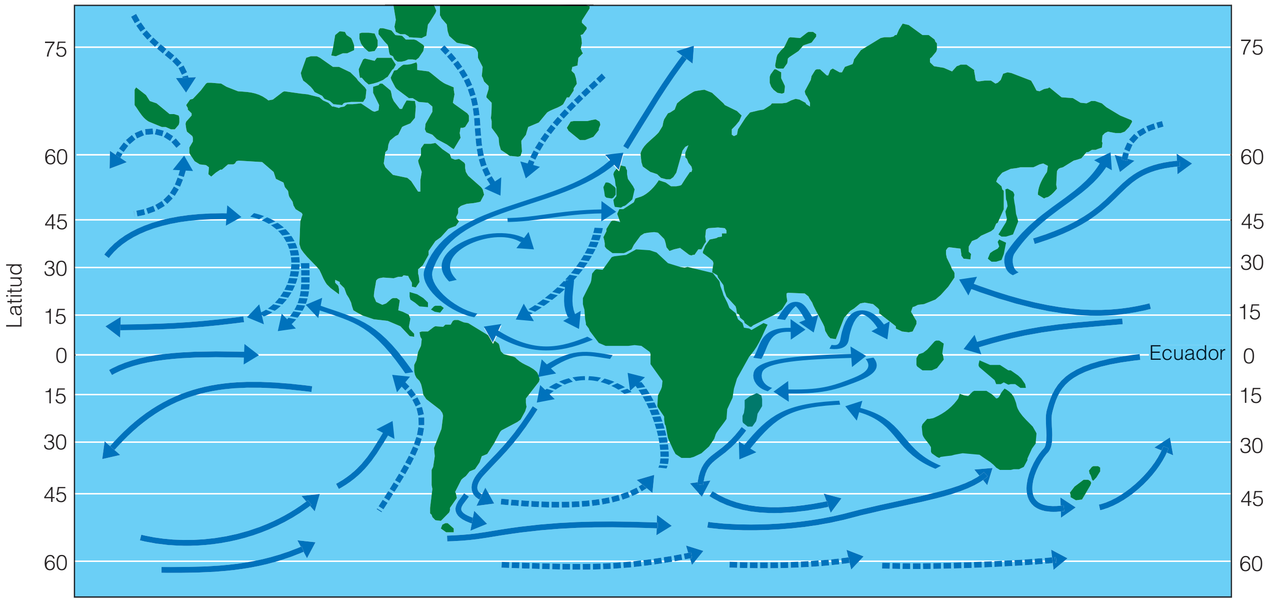


Figura 3.14 | Corrientes oceánicas del mundo. Nótese la forma en la que la circulación se encuentra influenciada por la fuerza del efecto de Coriolis (movimiento a favor de las agujas del reloj en el hemisferio Norte y movimiento en sentido contrario a las agujas del reloj en el hemisferio Sur) y por las masas continentales y cómo los océanos se conectan por medio de corrientes. Las flechas punteadas representan agua fría y las flechas continuas representan agua templada.

En el aire, el vapor de agua actúa como un gas independiente que pesa y que ejerce una presión. La cantidad de presión que ejerce el vapor de agua independiente de la presión de aire seco se denomina **presión de vapor**. La presión de vapor se define habitualmente en unidades de mega pascales (MPa). El contenido de vapor de agua en el aire en el punto de saturación se denomina **presión de vapor a saturación**. La presión de vapor a saturación, también conocida como la capacidad de vapor de agua del aire, no puede ser excedida. Si la presión de vapor excede la capacidad, ocurre la saturación, con el fin de reducir la presión de vapor. La presión de vapor a saturación varía con la temperatura, aumentando a medida que aumenta la temperatura del aire (Figura 3.15). El aire caliente tiene una mayor capacidad de vapor de agua que el aire frío.

La cantidad de agua en un volumen de aire determinado es la humedad absoluta. La forma de medición más familiar es la **humedad relativa**, o la cantidad de vapor de agua en el aire expresada como un porcentaje de la presión de vapor a saturación. En el punto de presión de vapor a saturación, la humedad relativa es del 100 por ciento. Si el aire se enfría mientras la cantidad de humedad que contiene (presión de vapor de agua) se mantiene constante, entonces la humedad relativa aumenta a medida que disminuye el valor de la presión de vapor a saturación. Si el aire se enfría a un punto en el que la presión de vapor real excede la presión de vapor a saturación, la humedad del aire se condensará y se formarán nubes. En el momento en el que las partículas de agua o de hielo en el aire se hagan demasiado pesadas como para mantenerse suspendidas, habrá precipitación. Para un contenido de agua dado en una porción de aire (presión de vapor), la temperatura en la que se obtiene la presión de vapor a

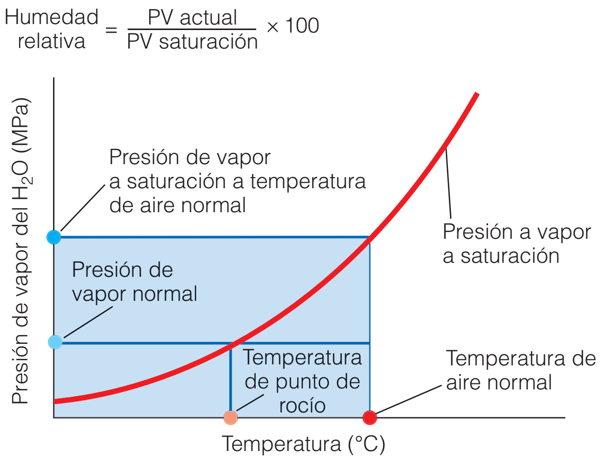


Figura 3.15 | La presión de vapor a saturación como una función de la temperatura del aire (la presión de vapor a saturación aumenta con la temperatura del aire). Para una temperatura de aire dada, la humedad relativa es la razón entre la presión de vapor normal y la presión de vapor a saturación ([PV actual/PV a saturación] x 100). Para una presión de vapor dada, la temperatura a la cual se obtiene la presión de vapor a saturación se denomina temperatura de punto de rocío. (Véase QUANTIFYit! en **www.ecology.place.com** para repasar las funciones.)

saturación se denomina **temperatura de punto de rocío**. Piense en una capa de rocío o de escarcha en una fresca mañana de otoño. Mientras se aproxima el anochecer, las temperaturas descienden y la humedad relativa aumenta. Si las frías temperaturas de la noche llegan a la temperatura de punto de rocío, el agua se condensa y se forma el rocío, lo que disminuye la cantidad de agua en el aire. Cuando sale el Sol, la temperatura del aire aumenta y la capacidad de vapor de agua (presión de vapor a saturación) aumenta. Como resultado, el rocío se evapora, lo que aumenta la presión de vapor en el aire.

3.7 | Las precipitaciones tienen un patrón global característico

Uniendo los conceptos de patrones de temperatura, vientos y corrientes oceánicas, estamos listos para comprender el patrón global de las precipitaciones. Éstas no se encuentran distribuidas por la Tierra de forma pareja (Figura 3.16). A primera vista, podría parecer que el mapa global de precipitaciones anuales presentado en la Figura 3.16 no posee un patrón perceptible o regular. Sin embargo, si examinamos el perfil más simple de variación de promedio de lluvias según la latitud (Figura 3.17), podremos observar un patrón general. Las precipitaciones son más abundantes en la región del Ecuador y disminuyen a medida que nos movemos hacia el Norte o hacia el Sur. Esta disminución, sin embargo, no es continua. Existen dos puntos máximos en las latitudes medias seguidas de una continuación del descenso hacia los polos. La secuencia de puntos máximos y zonas intermedias entre los puntos máximos que se observan en la Figura 3.17 corresponde al patrón de aumento y descenso de masas de aire asociadas con los frentes de vientos dominantes presentados en la Figura 3.13. A medida que los vientos alisios calientes se mueven sobre los océanos tropicales, ganan humedad. Cerca del Ecuador, los vientos alisios del Noreste se encuentran con los vientos alisios del Sudeste. Esta región angosta donde se encuentran los vientos alisios es la **zona de convergencia intertropical (ZCIT)**, caracterizada por altos niveles de precipitación (Figura 3.18). En el punto en que se encuentran las dos masas de aire, el aire se acumula, y el aire caliente húmedo se eleva y se enfría. Cuando se llega a la temperatura de punto de rocío, se forman nubes, y caen precipitaciones en forma de lluvia. Este patrón explica el alto nivel de precipitaciones en las regiones

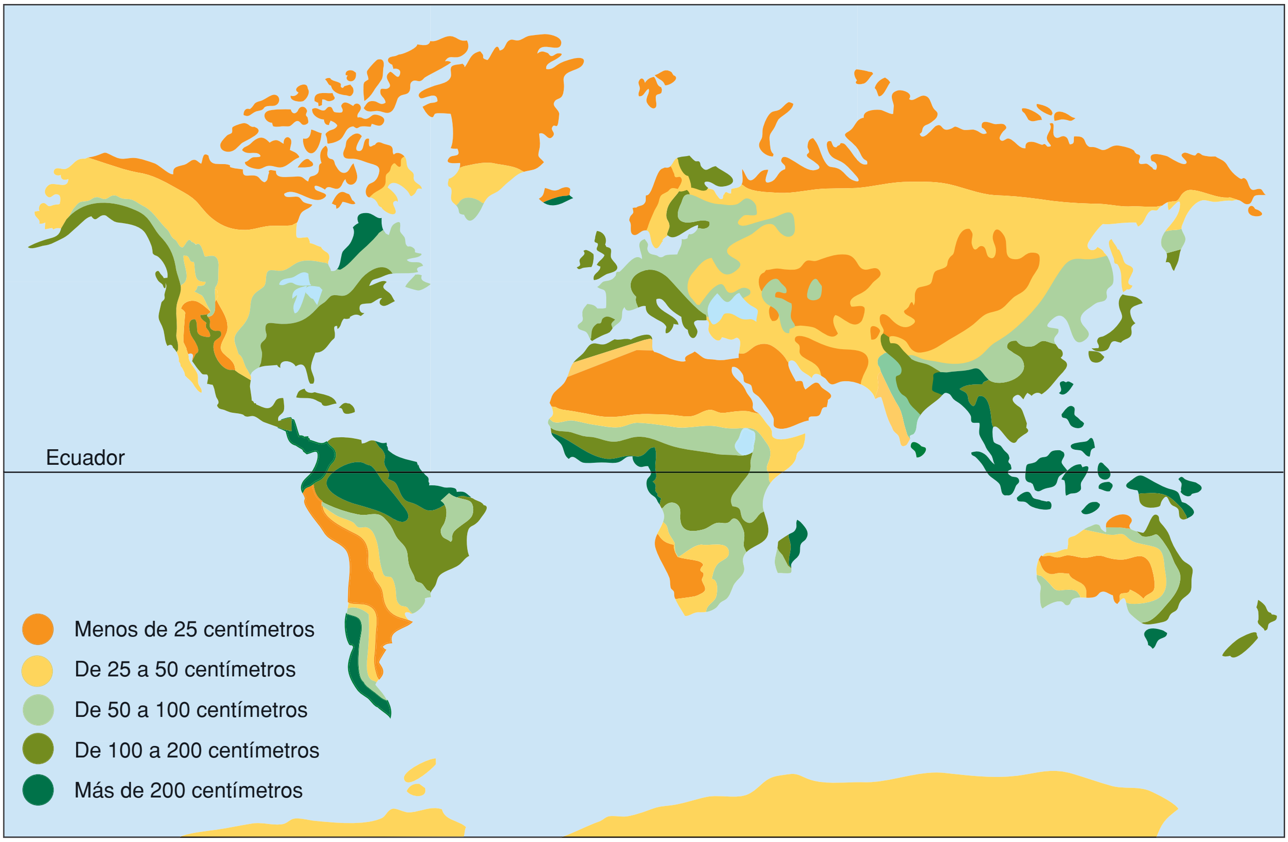

Ecuador
● Menos de 25 centímetros
● De 25 a 50 centímetros
● De 50 a 100 centímetros
● De 100 a 200 centímetros
● Más de 200 centímetros

Figura 3.16 | Precipitaciones anuales mundiales. Relaciónense las zonas más húmedas y las más secas con zonas montañosas, corrientes oceánicas, y vientos.

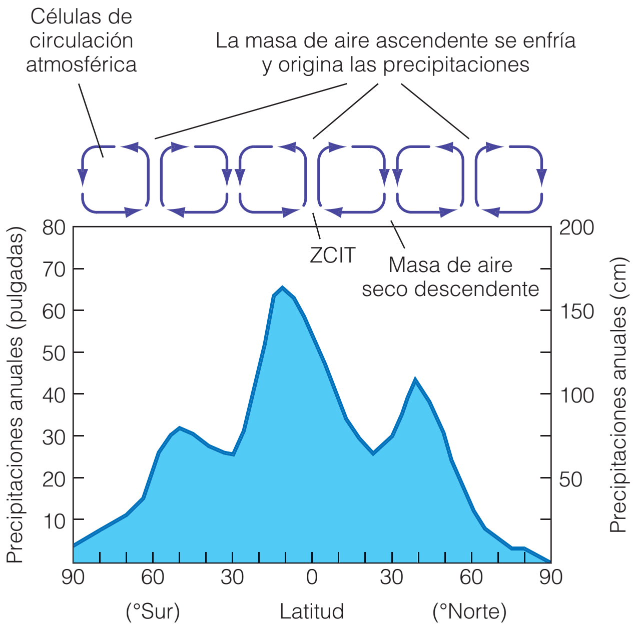


Figura 3.17 | Variación en las precipitaciones medias anuales según la latitud. El punto máximo corresponde a las masas de aire en ascenso, como las que se encuestan en la zona de convergencia intertropical, mientras que los puntos mínimos se asocian a las masas de aire seco descendente.

tropicales de Asia Oriental, Sudamérica y África así como el nivel relativamente alto de precipitaciones en el Sudeste de Norteamérica (véase la Figura 3.16).

Al perder gran parte de su humedad, la masa de aire ascendente continúa enfriándose a medida que se divide y se dirige hacia el Norte y hacia el Sur. En las zonas de calmas subtropicales (aproximadamente a los 30º de latitud Norte y Sur), donde el aire frío desciende, hay dos frentes de clima seco que circundan la Tierra (las dos depresiones en las latitudes medias que se observan en la Figura 3.17). El aire descendente se calienta. Debido a que la presión de vapor a saturación aumenta, extrae agua de la superficie a través de la evaporación, ocasionando condiciones áridas. En estos frentes es donde se han formado los desiertos más grandes del mundo (véase el Capítulo 23).

A medida que las masas de aire continúan moviéndose hacia el Norte y hacia el Sur, una vez más extraen humedad de la superficie, pero en menor grado, como resultado de las condiciones de la superficie más fría. Al moverse hacia los polos, encuentran las masas de aire frío que allí se originan (aproximadamente a 60º de latitud Norte y Sur. Las masas de aire de la superficie convergen y se elevan, y la masa ascendente se enfría y se produce la precipitación (pueden observarse como los dos puntos máximos en las precipitaciones entre los 50º y los 60º Norte y Sur en la Figura 3.17). A partir de este punto y hacia los polos, las temperaturas frías asociadas a un punto de baja saturación de vapor funcionan restringiendo las precipitaciones.

Otro patrón en el que hay que fijarse es el que se observa en la Figura 3.17. En general, las lluvias son mayores en el hemisferio Sur, comparado con el hemisferio Norte (nótese el cambio en el valor máximo de las precipitaciones asociado a la ZCIT). Esto se debe a que los océanos cubren una mayor proporción del hemisferio Sur, y el agua se evapora más fácilmente de la superficie del agua que de la superficie del suelo y la vegetación. También éste es el motivo por el que se producen menos precipitaciones en el interior de los continentes que en las regiones costeras (nótese los gradientes de precipitaciones desde la costa hacia el interior de Norteamérica y Europa/Asia en la Figura 3.16).

Lo que no entra en este estudio son las variaciones temporales en las precipitaciones sobre la Tierra. La variación temporal está directamente relacionada con los cambios estacionales en el calentamiento de la Tierra y su efecto en el movimiento de los sistemas de presión global y las masas

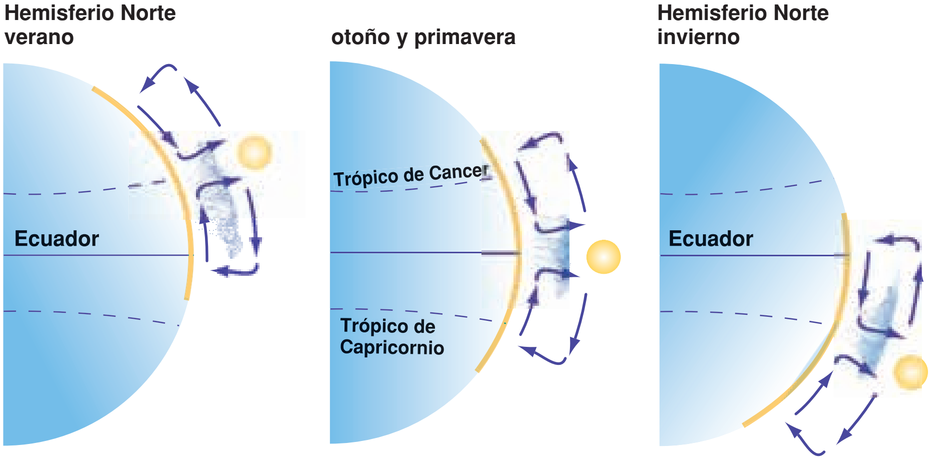


Figura 3.18 | Cambios en la zona de convergencia intertropical, que ocasionan estaciones lluviosas y secas. Advierta que, como la distancia desde el Ecuador se incrementa, la estación seca es más larga y hay menos lluvias. Estas oscilaciones son el resultado de las diferencias en la altitud del sol entre los equinoccios y los solsticios, como se muestra en la Figura 3.6. Los patrones de circulación de aire se muestran en la Figura 3.13.

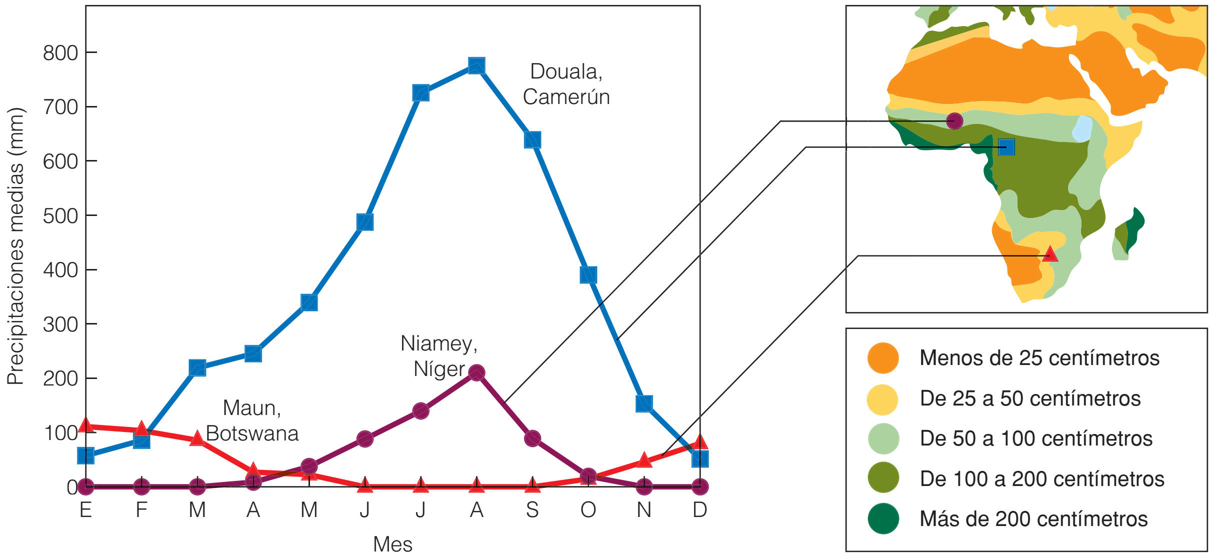


Figura 3.19 | Variaciones estacionales en las precipitaciones en tres sitios dentro de la zona de convergencia intertropical. Aunque el sitio **(a)** muestra una variación estacional, las precipitaciones exceden los 50mm todos los meses. Los sitios **(b)** y **(c)** están dentro de las regiones de la ZCIT que experimentan una estación bien diferenciada húmeda (verano) y seca (invierno). Nótese que la estación lluviosa es de 6 meses fuera de la fase de estos dos sitios, y refleja la diferencia en el ritmo de los meses de verano en los dos hemisferios.

de aire. Esto se ilustra en el movimiento estacional hacia el Norte y hacia el Sur de la ZCIT, que sigue a la evidente migración de los rayos del Sol (Figura 3.18).

La ZCIT no depende de las estaciones pero tiende a migrar hacia las regiones del globo que tienen la temperatura de superficie más cálida. Aunque las regiones tropicales cercanas al Ecuador están siempre expuestas a las temperaturas cálidas, el Sol se encuentra directamente sobre el Ecuador geográfico sólo dos veces por año, en los equinoccios de primavera y de otoño. En el solsticio de verano del hemisferio Norte, el Sol se encuentra directamente sobre el Trópico de Cáncer; en el solsticio de invierno (que es verano en el hemisferio Sur), está directamente sobre el Trópico de Capricornio. Como resultado, la ZCIT se mueve hacia los polos e invade las alturas subtropicales del verano del Norte; en el invierno, se mueve hacia el Sur, dejando atrás un tiempo seco y claro. A medida que migra hacia el Sur, trae lluvias en el verano. Por lo tanto, a medida que la ZCIT cambia su dirección de Norte a Sur, produce estaciones húmedas y secas en los trópicos (Figura 3.19).

3.8 | La topografía influye en los patrones locales y regionales de las precipitaciones

La topografía montañosa influye en los patrones de precipitaciones regionales y locales. Las montañas interceptan el flujo del aire. Cuando una masa de aire alcanza una montaña, asciende, se enfría y se satura con vapor de agua (debido a la menor presión de vapor de saturación) y libera gran parte de su humedad en altitudes mayores del lado de barlovento. Este fenómeno se denomina **sombra de lluvia** (Figura 3.20). A medida que el aire ahora frío y seco desciende por el lado de sotavento vuelve a calentarse y a humedecerse. Como resultado, en el lado de barlovento de una montaña puede observarse el desarrollo de una vegetación más densa, más fuerte, y también diferentes especies de plantas y animales, que la que se encuentra en el lado de sotavento, en el que se observa algunas áreas secas, de condiciones similares a las desérticas. Por lo tanto, en Norteamérica, los vientos del Este que soplan sobre la Sierra Nevada y las Montañas Rocosas dejan la humedad en las laderas del lado Oeste, y ostentan los bosques de desarrollo más vigoroso. Por el contrario, las laderas del Este muestran condiciones semidesérticas o desérticas. Algunos efectos más pronunciados de este mismo fenómeno ocurren en las islas hawaianas. Allí, los vegetales varían desde las malezas el la zona de sotavento de una isla hasta las laderas boscosas y humedad del lado de barlovento (Figura 3.21).

3.9 | Suceden variaciones irregulares en el clima a escala regional

Los patrones de variación temporal en el clima que ya hemos analizado extensamente se producen a intervalos regulares y predecibles: cambios estacionales en la temperatura con la rotación de la Tierra alrededor del Sol, y la migración de la zona de convergencia intertropical, que origina estacionalidad de las precipitaciones en los trópicos

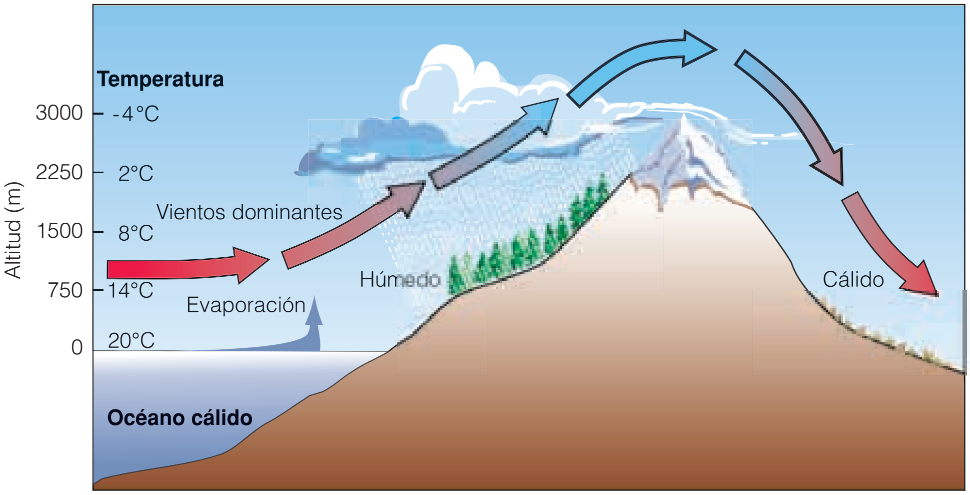


Figura 3.20 | Formación de una sombra de lluvia. El aire debe subir la montaña forzosamente. A medida que asciende, la masa de aire se enfría y pierde su humedad en forma de precipitaciones del lado de barlovento. El aire que desciende, ya seco, toma la humedad del lado de sotavento.

y los vientos monzones en el Sudeste asiático. Sin embargo, no todas las características del sistema climático se producen con tal regularidad. El sistema climático de la Tierra se caracteriza por la variabilidad tanto de las escalas regionales como globales.

La Pequeña Edad de Hielo, un período de enfriamiento que duró aproximadamente desde mediados del siglo XIV hasta mediados del siglo XIX, trajo inviernos extremadamente fríos a muchas zonas del hemisferio Norte, y afectó la agricultura, la salud, la política, la economía, las migraciones y hasta el arte y la literatura. A mediados del siglo XVII, los glaciares de los Alpes Suizos avanzaron y sepultaron granjas y aplastaron poblaciones enteras. En 1780, el puerto de Nueva York se congeló, lo que le permitió a la gente caminar desde Manhattan hasta Staten Island. De hecho, la imagen de una Navidad blanca evocada por Charles Dickens y los poetas de Nueva Inglaterra de los siglos XVIII y XIX son en gran parte producto de los inviernos fríos y nevados de la Pequeña Edad de Hielo. Pero desde entonces, el clima se ha calentado y la Navidad blanca en estas regiones es una anomalía.

La región central de Norteamérica, donde se encuentran las Grandes Llanuras, ha soportado períodos de sequía que se remontan hasta mediados del período Holoceno, hace alrededor de 5.000 a 8.000 años, pero los colonos de principios del siglo XX se establecieron en las Grandes Llanuras en un momento en que los veranos eran relativamente húmedos. Ellos supusieron que las condiciones de humedad eran las normales, por lo tanto emplearon los métodos agrícolas que habían utilizado en la región del

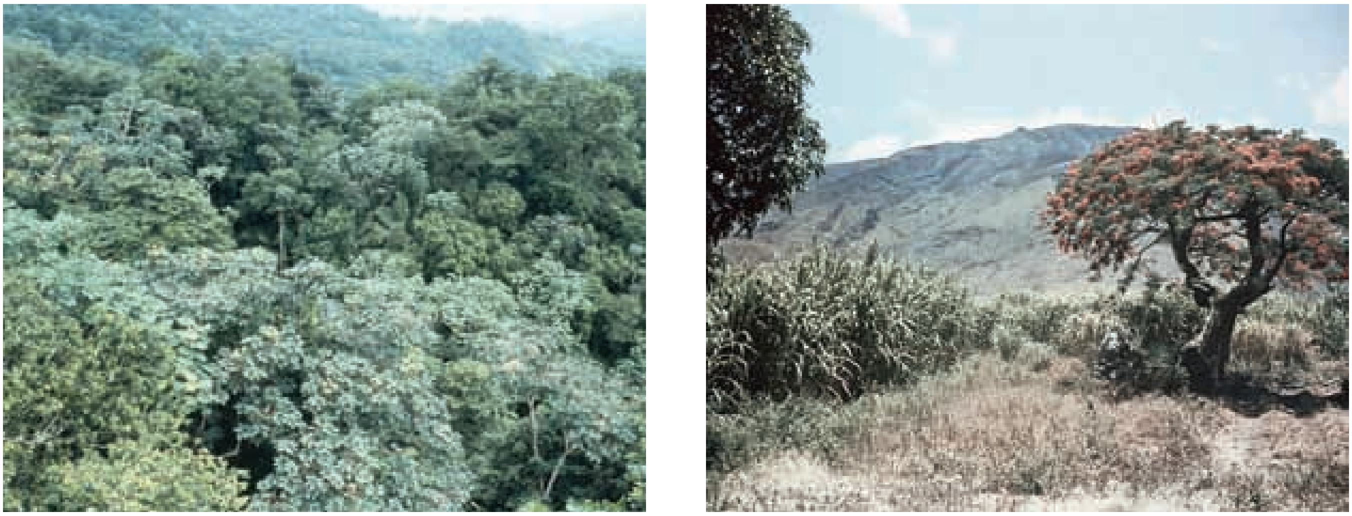


Figura 3.21 | Sombra de lluvia en las montañas de Mauí, Islas Hawai. **(a)** El en barlovento, las laderas orientadas hacia el Este, que interceptan los vientos alisios, están cubiertas por bosques húmedos. **(b)** Vegetación compuesta por arbustos bajos en el lado más seco.

Este y comenzaron a cultivar, pero el ciclo de sequía volvió, y la pradera se convirtió en una hondonada polvorienta.

Estos ejemplos reflejan la variabilidad de los sistemas climáticos de la Tierra, que funcionan en escalas de tiempo que varían desde algunas décadas hasta decenas de miles de años, originados en diferentes cambios en las entradas de energía en la superficie terrestre. La órbita de la Tierra no es fija. En la inclinación del eje y en la forma de su recorrido anual alrededor del Sol se producen cambios. Estas variaciones influyen en el clima alterando las entradas de radiación solar según las estaciones. Estas variaciones, que se producen en una escala de tiempo de decenas de miles de años, están relacionadas con los avances y los retrocesos de los glaciares a lo largo de la historia de la Tierra.

Las variaciones en el nivel de la radiación solar sobre la superficie de la Tierra también se relacionan con la actividad de las manchas solares, las enormes tormentas magnéticas que se producen en el Sol. Estas tormentas están relacionadas con intensas emisiones solares y se producen en ciclos, cuyo número y tamaño alcanzan su máximo cada 11 años aproximadamente. Entre otros hechos, los investigadores han relacionado la actividad de las manchas solares con períodos de sequía y calentamiento de los inviernos en el hemisferio Norte.

Las interacciones entre dos componentes del sistema climático, los océanos y la atmósfera, se relacionan con un número de variaciones climáticas importantes que se producen a escala regional. Si nos remontamos al año 1525, algunos documentos históricos confirman que los pescadores de la costa del Perú habían realizado anotaciones en las que describían períodos en que las aguas eran cálidas de una manera inusual. Los peruanos se refirieron a este período de aguas cálidas como El Niño, debido a que generalmente se producía en la época de Navidad, el período relacionado con el Niño Jesús. El Niño es el fenómeno que se produce en las aguas de las islas Galápagos que se ha descrito en la introducción de la Segunda parte. Actualmente denominado por los científicos **El Niño-Oscilación Sur (ENOS),** este fenómeno es un acontecimiento que ocurre a nivel mundial y que surge por una interacción a gran escala entre el océano y la atmósfera.

La Oscilación Sur, un descubrimiento más reciente, se refiere a una oscilación en la presión en superficie (la masa atmosférica) entre la zona tropical del Sudeste del Pacífico y las regiones de Australia e Indonesia. Cuando las aguas del Este del Pacífico son más cálidas de lo habitual (debido a El Niño) la presión del nivel del mar disminuye en el Pacífico oriental y aumenta en el occidental. La reducción en el gradiente de presión se acompaña de un debilitamiento de los intercambios de los vientos del Este de baja latitud.

Aunque los científicos aún no han comprendido completamente la causa del fenómeno de la Oscilación Sur, el mecanismo ha sido bien documentado. Recordemos el Apartado 3.4, los vientos que soplan hacia el Este cruzando el Pacífico tropical (véase la Figura 3.13). Como consecuencia, las corrientes de superficie dentro de los océanos tropicales fluyen hacia el Oeste (véase la Figura 3.14) y traen las aguas frías y profundas hacia la superficie en la costa del Perú, un proceso conocido como afloramiento (véase el Apartado 4.8). Este patrón de afloramiento junto con la corriente de aguas frías que fluye de Sur a Norte a lo largo de la costa Oeste de Sudamérica da como resultado que esta región del océano sea normalmente más fría que lo que uno esperaría por su ubicación ecuatorial (Figura 3.22a).

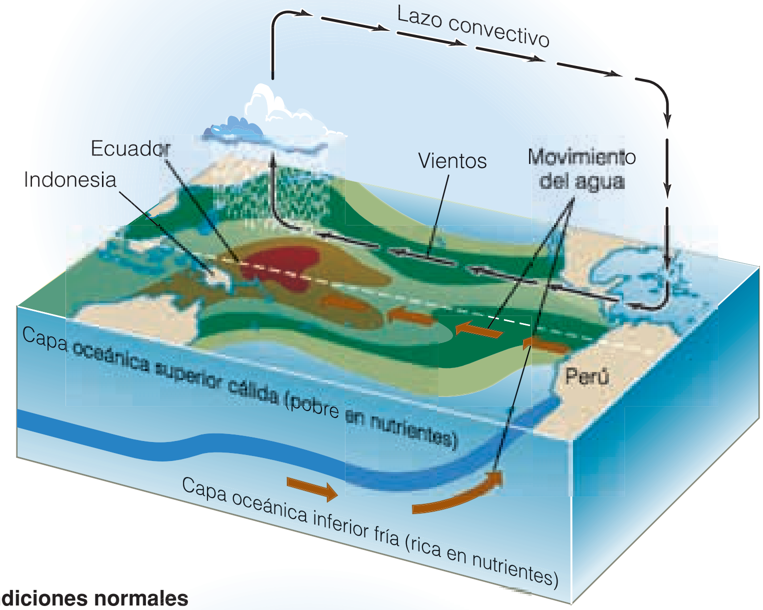
A medida que las corrientes de la superficie se mueven hacia el Oeste, el agua se calienta y le otorga a su lugar de destino, el Pacífico Oriental, la superficie oceánica más cálida que existe sobre la Tierra. Las aguas más cálidas del Pacífico oriental hacen que el aire marítimo húmedo ascienda y se enfríe, ocasionando lluvias abundantes en la región (Figura 3.22a; también véase la Figura 3.16). En contraste, las aguas más frías del Pacífico Occidental dan como resultado condiciones relativamente secas a lo largo de la costa peruana.

Durante el fenómeno de El Niño, los vientos alisios se debilitan, reduciendo el flujo de las corrientes de superficie que se dirigen hacia el Este (Figura 3.22b). El resultado es la reducción del afloramiento (Surgencia) y el calentamiento de las aguas superficiales del Pacífico Oriental. Las lluvias siguen a las aguas cálidas hacia el Este y dan como resultado inundaciones en Perú y sequías en Indonesia y Australia. Este desplazamiento hacia el Este de la fuente de calor atmosférica (calor latente asociado con la evaporación el agua, véase el Apartado 4.2) la que recubre las aguas cálidas de la superficie da como resultado grandes cambios en la circulación atmosférica global, la que a su vez influye en el clima en regiones muy alejadas del Pacífico tropical.

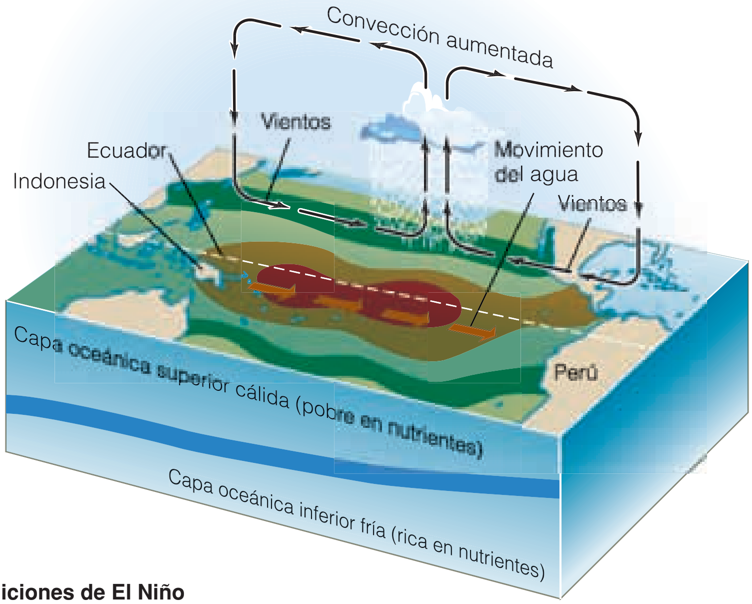
Otras veces la inyección de agua fría se hace más intensa que lo habitual y hace que la superficie del Pacífico oriental se enfríe. Esta variación se conoce como **La Niña.** (Figura 3.23) Este fenómeno provoca sequías en Sudamérica y precipitaciones abundantes, e incluso inundaciones, en el Este de Australia.

3.10 | La mayoría de los organismos habita en microclimas

La mayoría de los organismos vive en condiciones locales que no se corresponden con el perfil del clima general de la región más extensa que los rodea. Por ejemplo, el informe meteorológico de hoy puede establecer que la temperatura es de 28 ºC y el cielo está despejado. Sin embargo, este pronóstico meteorológico es tan sólo una parte del panorama general. Las condiciones reales de un ambiente específico serán bien diferentes según se trate de un lugar subterráneo o de la superficie, bajo la vegetación o sobre el suelo


Lazo convectivo
Ecuador
Indonesia
Vientos
Movimiento del agua
Perú
Capa oceánica superior cálida (pobre en nutrientes)
Capa oceánica inferior fría (rica en nutrientes)

(a) Condiciones normales


Convección aumentada
Vientos
Ecuador
Indonesia
Movimiento del agua
Vientos
Perú
Capa oceánica superior cálida (pobre en nutrientes)
Capa oceánica inferior fría (rica en nutrientes)

(b) condiciones de El Niño

Figura 3.22 | Esquema de El Niño-Oscilación Sur que se produce en la costa occidental de Sudamérica **(a)** En condiciones normales, los intensos vientos alisios mueven las aguas superficiales en dirección Oeste. A medida que las corrientes superficiales se mueven hacia el Oeste, el agua se calienta. El agua más cálida del Pacífico occidental hace que el aire marítimo húmedo ascienda y se enfríe, ocasionando abundantes precipitaciones en la región. **(b)** En condiciones de ENOS, los vientos alisios disminuyen y reducen el flujo de las corrientes que se dirigen hacia el Oeste. Las precipitaciones siguen a las aguas cálidas en dirección al Este, con las consecuentes inundaciones en Perú y sequías en Indonesia y Australia.

expuesto, en las laderas de una montaña o a orillas del mar. La luz, el calor, la humedad y el movimiento del aire varían en gran medida desde un lugar del paisaje al otro, e influyen en la transferencia de energía térmica y crean una amplia variedad de climas localizados. Estos microclimas definen las condiciones en las que viven los organismos (véase Cuestiones de ecología: los microclimas urbanos).

En un día soleado pero frío de comienzos de la primavera, las moscas pueden sentirse atraídas hacia la savia que brota del muñón de un arce. Las moscas pueden desplegar su actividad en ese lugar, a pesar de que la temperatura del aire es casi de helada porque, durante el día, la superficie del muñón absorbe la radiación solar y calienta una pequeña capa de aire sobre su superficie. En un día tranquilo, el aire calentado por el muñón del árbol permanece cerca de la superficie, y las temperaturas disminuyen abruptamente por, sobre y por debajo de esta capa. Un fenómeno similar se produce cuando la superficie helada del suelo absorbe la

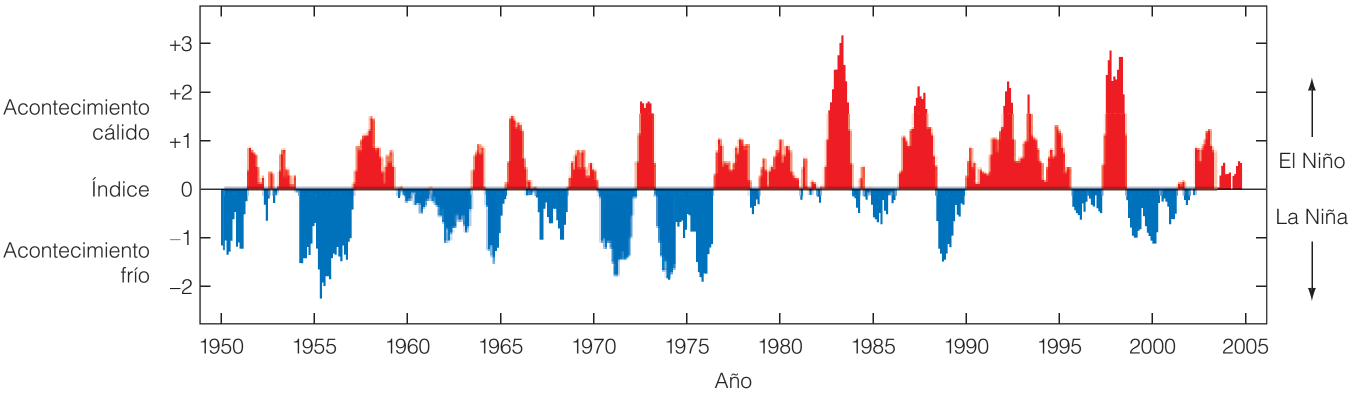


Figura 3.23 | Registro de los fenómenos El Niño-La Niña durante la segunda mitad del siglo xx. Los números de la izquierda del diagrama representan el índice ENOS, que incluye una combinación de seis factores relacionados con las condiciones ambientales sobre el Océano Pacífico tropical: temperatura del aire, temperatura de la superficie del agua, presión del nivel del mar, nubosidad y velocidad y dirección del viento. Los acontecimientos cálidos figuran en rojo y los acontecimientos fríos en azul. Un valor mayor de +1 representa a El Niño. Un valor de –1 representa a La Niña.

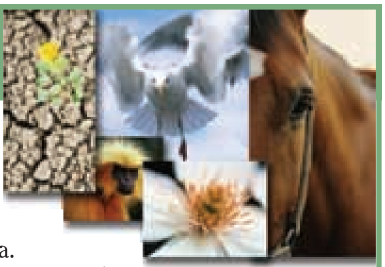
radiación solar y se deshiela. En un día soleado de finales del invierno, podemos caminar en un terreno cubierto de lodo, aunque el aire de los alrededores sea frío. Al alterar las temperaturas del suelo, la humedad, el movimiento del viento y la evaporación, la vegetación modera los microclimas, especialmente en las zonas cercanas al suelo. Por ejemplo, las zonas sombreadas por las plantas tienen temperatura más baja a nivel del suelo que los lugares expuestos al Sol. En un día despejado de verano, a 25 mm (1 pulgada) por encima del suelo, la cubierta de los bosques densos puede reducir los rangos diarios de temperatura entre 7 °C y 12 °C por debajo de la temperatura del suelo expuesto. Bajo el refugio de densas hierbas y la cubierta de las plantas bajas, el aire a nivel del suelo es completamente tranquilo. Esta calma es una característica extraordinaria de los microclimas que se producen dentro de una densa vegetación sobre la superficie de la Tierra. Influye tanto sobre la temperatura como sobre la humedad, y crea un ambiente favorable para los insectos y otros animales que viven sobre el suelo.

La topografía, especialmente la orientación (la dirección de una ladera), influye en las condiciones climáticas locales. En el hemisferio Norte, las laderas orientadas hacia el Sur reciben más energía solar, mientras que las orientadas hacia el Norte reciben menos. En otras orientaciones de las laderas, la energía varía entre estos extremos, y depende de la dirección de los puntos cardinales.

La diferente exposición de la radiación solar, la orientación hacia el Sur o hacia el Norte, tiene un marcado efecto sobre la cantidad de humedad y calor presente. Las condiciones del microclima varían desde cálidas secas y variables en las laderas orientadas al Sur, hasta frías, húmedas y más uniformes en las que tienen orientación al Norte. Debido a que las temperaturas elevadas y los altos índices de evaporación vinculados a ellas extraen la humedad del suelo y de las plantas, el índice de evaporación en las laderas orientadas al Sur generalmente es del 50% más elevado, las temperaturas medias son mayores y la humedad del suelo es más baja. Las condiciones son más secas en la cima de las laderas orientadas al Sur, donde el movimiento del aire es mayor, y más húmedas en el pie de las laderas orientadas al Norte.

Las mismas condiciones del microclima se producen en una menor escala en las laderas orientadas al Norte y al Sur de los grandes hormigueros, montículos, dunas y pequeñas crestas de los terrenos llanos, así como los lados de los edificios, árboles y troncos. Los lados de los edificios orientados al Sur son siempre más cálidos y secos que los orientados hacia el Norte, algo que debe ser considerado por paisajistas, horticultores y jardineros. Los troncos de los árboles orientados hacia el Norte son más fríos y húmedos que los orientados hacia el Sur, un hecho que se refleja en el crecimiento más vigoroso del musgo. En invierno, el lado de un árbol orientado hacia el Norte puede estar helado, mientras que el orientado al Sur está templado. Esta diferencia de temperaturas puede ocasionar grietas en la corteza a medida que la savia se deshiela de día y se congela de noche. Los escarabajos de la corteza y otros insectos que viven en la madera que buscan áreas frescas y húmedas en las que poner sus huevos prefieren las ubicaciones orientadas al Norte. Las flores ubicadas en la orientación Sur de las copas de los árboles generalmente florecen más rápido que las ubicadas en la orientación Norte.

Los extremos microclimáticos también se producen en las depresiones del suelo y en las superficies cóncavas de los valles, donde el aire está protegido del viento. Al calentarse con la luz del Sol durante el día y enfriarse durante la noche por la vegetación terrestre, el aire generalmente se estanca. Como resultado, estos sitios protegidos registran temperaturas más bajas durante la noche (especialmente



Cuestiones de ecología | ***Los microclimas urbanos***

Las zonas urbanas crean sus propios microclimas con diferencias significativas en cuanto a temperaturas, precipitaciones y patrones de flujo del viento de los que se producen las áreas rurales que las circundan. El resultado es un incremento en el uso de la energía y una disminución en la calidad del aire, lo que conlleva efectos adversos para la salud pública. En los días cálidos de verano, con viento escaso o nulo, la temperatura del aire en las zonas urbanas puede ser varios grados más elevada que en la zona rural circundante. Como resultado, los científicos denominan estas zonas urbanas como «islas urbanas calientes». La razón por la que las áreas urbanas son más cálidas que los ambientes rurales de sus alrededores es el resultado de su equilibrio de energía, o la diferencia entre la cantidad de energía ganada y la perdida. En los ambientes rurales, la energía solar absorbida por la vegetación y el terreno es en parte disipada por la evaporación del agua de la vegetación y el suelo. En las zonas urbanas hay menos vegetación, y por lo tanto, los edificios, las calles y las aceras absorben la mayor parte de la energía solar. Con calles angostas y edificios altos, las paredes de los edificios irradian calor entre ellas en vez de hacerlo en dirección al cielo. Además, como las superficies de asfalto construidas por el hombre, el cemento y los ladrillos no son porosos, gran parte de las lluvias se pierden como residuo líquido en las tuberías de los desagües antes de que la evaporación pueda enfriar el aire. El calor que emanan los automóviles, autobuses y edificios también contribuye al ingreso de energía. Aunque este deshecho de calor finalmente se dirige a la atmósfera, puede contribuir tanto como un tercio del que se recibe de la energía solar. A esto se suma el problema de que los materiales de construcción (asfalto, concreto, ladrillos y alquitrán son mejores conductores del calor que la vegetación que domina el paisaje de las zonas rurales circundantes. Por la noche, estas estructuras despiden lentamente el calor que almacenaron durante el día.

El efecto de la isla caliente puede elevar las temperaturas entre 6 °C y 8 °C por arriba de las que se observan en las zonas rurales circundantes. En Baltimore, Phoenix, Tucson y Washington, D.C, por ejemplo, los datos científicos demuestran que las temperaturas máximas en el mes de julio durante los últimos 30 a 80 años se han ido incrementando regularmente a un ritmo de medio a un grado Farenheit por década. Las temperaturas más elevadas se producen en las áreas de mayor densidad y actividad poblacional, mientras que las temperaturas disminuyen de manera notoria hacia la periferia de la ciudad. Aunque las diferencias de temperaturas pueden detectarse a lo largo del año, el efecto de la isla caliente es más pronunciado durante el verano y a comienzos del invierno, particularmente durante la noche, cuando el calor acumulado en el pavimento y en los edificios vuelve a irradiarse hacia el aire.

El efecto de la isla caliente dentro de las áreas urbanas también tiene impacto en la calidad del aire. A lo largo del año, las áreas urbanas se cubren de materia en forma de partícula y agentes contaminantes que provienen de la combustión de combustibles fósiles y de la actividad industrial. La niebla tóxica se crea por reacción fotoquímica de los agentes contaminantes de la atmósfera. El ritmo con el que estas reacciones ocurren aumenta con las temperaturas más elevadas. En Los Ángeles, por ejemplo, por cada grado que sube la temperatura de más de 20 °C, la incidencia de la niebla tóxica aumenta en un 3 % (Figura 1). Esta niebla tóxica contiene ozono, un agente contaminante que es nocivo cuando hay niveles elevados en el aire que respiramos. Además, el ozono influye de manera adversa en la vegetación, tanto la del ambiente urbano como la que se encuentra en las zonas rurales circundantes. El efecto de la isla caliente agrava estos efectos sobre la calidad del aire ya que las temperaturas ambiente más elevadas durante los meses de verano incrementan el uso de la energía del aire acondicionado. A medida que las centrales eléctricas queman más cantidad de combustibles fósiles, ocasionan un aumento tanto de los niveles de polución como de los costes de la energía.

La materia en forma de partículas tiene otros efectos microclimáticos. Debido a la menor velocidad de evaporación en una ciudad y a la falta de vegetación, la humedad relativa es menor en las zonas urbanas que la que existe las zonas rurales circundantes. Sin embargo, la materia en forma de partículas actúa como núcleos de condensación para el vapor de agua ocasionando niebla y bruma. La niebla es mucho más frecuente en las zonas urbanas que en las rurales, especialmente en invierno. ●

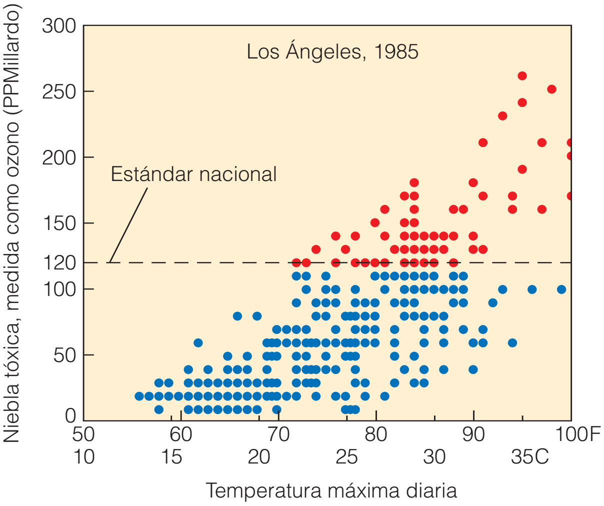


Figura 1 | Relación entre la temperatura máxima diaria y la concentración de niebla tóxica (medida como concentración de ozono en partes por mil millones para la ciudad de Los Ángeles (1985). La línea de guiones horizontal en 120 miles de millones representa el estándar nacional, según lo definido por la *US Environmental Protection Agency.*

1. ¿Cuáles son los simples pasos que pueden darse para disminuir el efecto de la isla caliente en las zonas urbanas?
2. ¿Cómo puede influir el efecto de la isla caliente en los ambientes rurales circundantes?

en invierno), temperaturas más altas durante el día (especialmente en verano) y una humedad relativa más elevada. Si la temperatura disminuye lo suficiente, se forman bolsas de escarcha en estas depresiones. Los microclimas de las bolsas de escarcha generalmente muestran el mismo fenómeno, y contienen diferentes tipos de vida vegetal que la que puede encontrarse en los suelos más elevados de los alrededores.

Aunque los patrones globales y regionales del clima que se han analizado en este capítulo cumplen la función de limitar la distribución a gran escala y la abundancia de plantas y animales, son los patrones localizados del microclima los que definen las condiciones ambientales reales que son detectadas por los organismos individuales. Por lo tanto, es este microclima localizado el que determina la distribución y las actividades de los organismos dentro de una región particular.

Resumen

Interceptación de la radiación solar (3.1)

La Tierra intercepta la energía solar que llega como radiación de onda corta, que atraviesa la atmósfera fácilmente, y la emite nuevamente en forma de radiación de onda larga. Sin embargo, la energía de las ondas largas más grandes no puede atravesar con facilidad la atmósfera y por lo tanto regresa a la Tierra, produciendo el efecto invernadero.

La variación estacional (3.2)

La cantidad de radiación solar interceptada por la Tierra varía notablemente con la latitud. Las regiones tropicales cercanas al Ecuador reciben la mayor cantidad de radiación solar y las altas latitudes reciben la menor cantidad. Debido a que la Tierra tiene su eje inclinado, las distintas regiones reciben la radiación solar con diferencias estacionales. Estas diferencias dan origen a variaciones estacionales de temperaturas y precipitaciones. Existe un gradiente mundial en la temperatura anual media; es más cálida en los trópicos y disminuye hacia los polos.

Altitud y temperatura (3.3)

El calentamiento y el enfriamiento, influidos por la energía que emite la superficie de la Tierra y por la presión atmosférica, hacen que las masas de aire se eleven y desciendan. Este movimiento de las masas de aire incluye un proceso adiabático por el cual no se gana ni se pierde calor del exterior.

La circulación atmosférica (3.4)

Los movimientos verticales de las masas de aire dan origen a patrones globales de circulación atmosférica. La Tierra, al girar sobre su eje, desvía las corrientes de aire y agua hacia la derecha en el hemisferio Norte y hacia la izquierda en el hemisferio Sur. En cada hemisferio se producen tres células de circulación de aire.

Las corrientes oceánicas (3.5)

Los sistemas globales de vientos y el efecto de Coriolis ocasionan los patrones más importantes de las corrientes oceánicas. Cada océano está dominado por grandes movimientos circulares de agua, también denominados circuitos oceánicos. Estos circuitos se mueven en el sentido de las agujas del reloj en el hemisferio Norte y en sentido contrario en el hemisferio Sur.

La humedad atmosférica (3.6)

La humedad atmosférica está expresada en términos de humedad relativa. La cantidad máxima de humedad que el aire puede contener a una temperatura determinada se denomina presión de vapor a saturación, y aumenta con la temperatura. La humedad relativa es la cantidad de agua que contiene el aire expresada como un porcentaje de la cantidad máxima que el aire puede contener a una temperatura determinada.

Las precipitaciones (3.7)

El viento, la temperatura y las corrientes oceánicas producen patrones globales de precipitaciones. Ellos explican por qué hay regiones con gran cantidad de precipitaciones en los trópicos y frentes de clima seco en las zonas de calma subtropicales (~30° N y S).

Topografía (3.8)

La topografía montañosa influye en los patrones de precipitaciones locales y regionales. Cuando una masa de aire llega hasta una montaña asciende, se enfría y se satura con vapor de agua, y libera gran parte de su humedad a altitudes superiores a barlovento.

Variación irregular (3.9)

No todas las variaciones del tiempo en los climas regionales se producen a intervalos regulares. Las variaciones irregulares en los vientos alisios originan períodos de aguas inusualmente cálidas en la costa occidental de Sudamérica. Este fenómeno, denominado El Niño por los científicos es un acontecimiento global que se produce a partir de la interacción a gran escala entre el océano y la atmósfera.

Microclimas (3.10)

Las verdaderas condiciones climáticas bajo las cuales viven los organismos pueden variar considerablemente dentro de un mismo clima. Estas variaciones locales, o microclimas reflejan la topografía, la cubierta de vegetación, la exposición y otros factores en todas las escalas. Los ángulos de radiación solar ocasionan diferencias notorias entre las laderas orientadas hacia el Norte y las orientadas hacia el Sur, ya sea en las montañas, en las dunas de arena o en los hormigueros.

Preguntas de estudio

1. ¿Por qué el Ecuador recibe más radiación solar que las regiones polares? ¿Cuál es la consecuencia de los patrones latitudinales de temperatura?
2. ¿En qué consiste el efecto invernadero y cómo influye en el equilibrio de la energía (y en la temperatura) de la Tierra?
3. La inclinación de 23.5º de la Tierra en su eje Norte-Sur da origen a las estaciones (véase la Figura 3.5 de nuevo). ¿Cómo diferirían estos patrones si la inclinación de la Tierra fuera de 90º? ¿Cómo influiría en el ciclo diurno (día-noche)?
4. ¿Por qué las aguas de la costa Sudeste de los Estados Unidos son más cálidas que las de la costa Sudoeste (suponiendo que se trata de la misma latitud)?
5. La temperatura del aire el 20 de enero al mediodía fue de 45 F (7,2 °C) y la temperatura del aire el 20 de julio al mediodía en la misma ubicación fue de 85 F (29,4 °C). La humedad relativa fue del 75% en ambos días. ¿En cuál de estos dos días hubo más vapor de agua en el aire?
6. ¿De qué modo puede modificarse la humedad relativa de una masa de aire a medida que se mueve hacia arriba por la ladera de una montaña? ¿Por qué?
7. ¿Qué es la zona de convergencia intertropical (ZCIT) y por qué da origen a diferentes patrones de estacionalidad en las precipitaciones, en la zona tropical?
8. ¿Qué característica de la circulación atmosférica global da origen a las zonas desiertas de las latitudes medias?
9. ¿Qué orientación, la que mira hacia el Norte o la que mira hacia el Sur recibe la mayor cantidad de radiación solar en las cadenas de montañas del hemisferio Sur?
10. Spruce Knob (latitud 38.625º N) al Este de West Virginia recibe su nombre por los abetos («spruce» en inglés) que predominan en los bosques de este lugar. Los abetos se encuentran típicamente en los bosques más fríos en las latitudes que se encuentran más al Norte (Noreste de los Estados Unidos y Canadá). ¿Qué le sugiere la presencia de los abetos en Spruce Knob, acerca de este sitio?

Bibliografía adicional

Ahrens, C. D. 2003. *Meteorology today: An introduction to weather, climate, and the environment.* 6th ed. Belmont, CA: Brooks/Cole.

Un excelente texto introductorio al clima, escrito con claridad y bien ilustrado.

Fagen, B. 2001. *The Little Ice Age: How climate made history, 1300-1850.* New York: Basic Books.

Un agradable libro que ofrece una amplia visión de los efectos de la Pequeña Edad del Hielo en la historia de la humanidad.

Graedel, T. E. and P. J. Crutzen. 1997. *Atmosphere, climate and change*. New York: Scientific American Library.

Una breve introducción al clima escrito para el público en general. Ofrece una excelente información para aquellos interesados en temas relacionados con la contaminación atmosférica y el clima.

Philander, G. 1989. El Niño and La Niña. *American Scientist* 77:451-9.

Suplee, C. 1999. El Niño, La Niña. *National Geographic* 195:73-95.

Estos dos artículos proporcionan una introducción general al ciclo climático El Niño-La Niña.

Capítulo 4 | Ambiente acuático

4.1 Ciclos del agua entre la Tierra y la atmósfera
4.2 El agua tiene propiedades físicas importantes
4.3 En ambientes acuáticos, la luz varía según la profundidad
4.4 La temperatura varía según la profundidad del agua
4.5 El agua funciona como un solvente
4.6 El oxígeno se difunde desde la atmósfera a las aguas superficiales
4.7 La acidez tiene una gran influencia sobre los ambientes acuáticos
4.8 Los movimientos del agua dan forma a los ambientes de agua dulce y marinos
4.9 Las mareas dominan el ambiente marino costero
4.10 La zona de transición entre los ambientes de agua dulce y los de agua salada presentan constricciones únicas

El agua es la sustancia esencial de la vida, el componente dominante de todos los organismos vivos. Entre un 75 y un 95 por ciento del peso de las células vivas es agua, y no existe casi ningún proceso fisiológico en el cual el agua no sea de vital importancia.

Al cubrir alrededor de un 75 por ciento de la superficie del planeta, el agua es además el ambiente dominante de la Tierra. Una de las características más importantes que influyen en la adaptación de los organismos que habitan en ambientes acuáticos es la salinidad del agua (véase el Apartado 4.5). Por ello, los ecosistemas acuáticos se dividen en dos grandes categorías: aguas saladas (o marinas) y aguas dulces. Estas dos grandes categorías se subdividen a su vez en una gran variedad de ecosistemas acuáticos que se clasifican según la profundidad y la corriente del agua, el sustrato y el tipo de organismos dominantes (generalmente plantas). Exploraremos la diversidad de los ambientes acuáticos y de los organismos que habitan en ellos más adelante, en los Capítulos 24 y 25. En este capítulo, observaremos las características físicas y químicas únicas del agua, cómo interactúan dichas características para definir la naturaleza de los diferentes ambientes acuáticos y cómo cumplen la función de constricciones en la evolución de los organismos que habitan en ellos.

4.1 | Ciclos del agua entre la Tierra y la atmósfera

Todos los ambientes acuáticos de aguas marinas y de aguas dulces están relacionados, directa o indirectamente, como componentes del **ciclo del agua** (también denominado ciclo hidrológico) (Figura 4.1), el proceso a través del cual el agua viaja en una secuencia desde el aire a la Tierra y regresa a la atmósfera.

La radiación solar, que calienta la atmósfera de la Tierra (véase el Capítulo 3) y suministra energía para la evaporación del agua, es la fuerza motriz del ciclo del agua. La **precipitación** da comienzo al ciclo del agua. El vapor de agua, que circula en la atmósfera, finalmente cae en alguna forma de precipitación. Una parte del agua cae directamente sobre el suelo y sobre las masas de agua. Otra parte es interceptada por la vegetación, por la materia orgánica muerta del suelo y por las estructuras urbanas y las calles.

Debido a la **interceptación**, que puede ser considerable, una cierta cantidad de agua nunca se infiltra en el suelo, sino que se evapora de inmediato, pasando nuevamente a la atmósfera. La precipitación que llega al suelo pasa a la tierra mediante **infiltración**. La tasa de infiltración depende del tipo de suelo (véase el Apartado 5.8), la inclinación, la vegetación y la intensidad de la precipitación. Con lluvias fuertes, cuando se satura el suelo, fluye un exceso de agua sobre la superficie en forma de escorrentía o flujo superficial. En algunos lugares, se concentra en depresiones y surcos, y la corriente pasa de flujo laminar a flujo canalizado, proceso que se puede observar en las calles de una ciudad

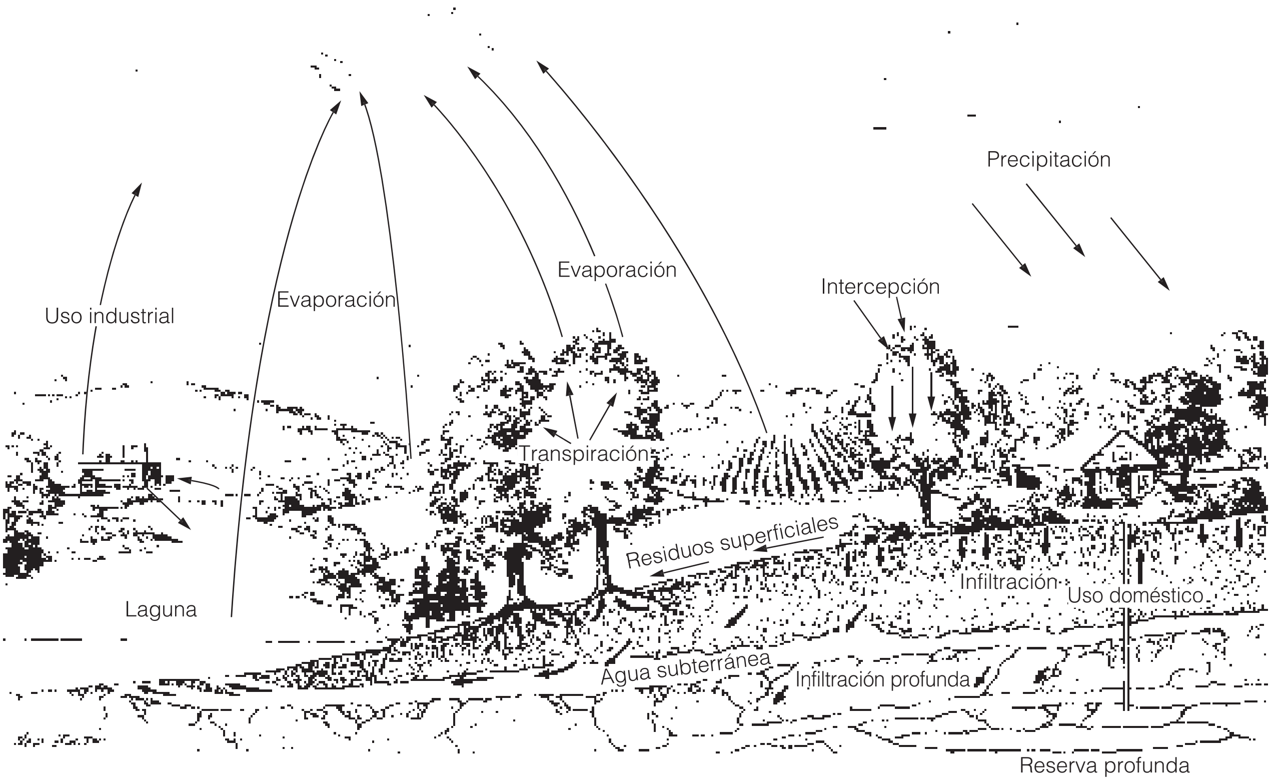


Figura 4.1 | El ciclo del agua a escala local, con los trayectos más importantes del movimiento del agua.

cuando el agua pasa por las aceras hasta las alcantarillas. Debido a una baja infiltración, la escorrentía de las zonas urbanas puede ser de hasta un 85 por ciento de la precipitación.

Parte del agua que penetra en el suelo se filtra hacia abajo hasta una capa impermeable de arcilla o roca, para acumularse como **agua subterránea** (véase la Figura 4.1 y Cuestiones de Ecología: recursos de aguas subterráneas). Desde allí, el agua encuentra su camino hacia manantiales y arroyos. Los arroyos se van juntando y dan ríos que siguen la topografía del paisaje. En las cuencas y tierras de aluvión, se forman lagos y humedales. Los ríos finalmente fluyen hacia la costa y realizan la transición de aguas dulces a aguas marinas.

El agua que permanece en la superficie, en las capas superiores del suelo, la que es recogida en la superficie de la vegetación, además del agua de las capas superficiales de los arroyos, lagos y océanos, regresa a la atmósfera por evaporación. El índice de evaporación dependerá de la cantidad de vapor de agua que hay en el aire como consecuencia de la presión de vapor a saturación (véase el Apartado 3.6). Las plantas causan una pérdida adicional de agua del suelo. A través de sus raíces, toman el agua del suelo y la pierden a través de sus hojas y otros órganos mediante un proceso llamado **transpiración.** La transpiración es la evaporación de agua desde las superficies internas de hojas, tallos y otras partes vivas (véase el Capítulo 6). La cantidad total del agua evaporada de las superficies del suelo y de la vegetación se denomina **evapotranspiración.**

En la Figura 4.2 se presenta un diagrama del ciclo global del agua que muestra los diferentes reservorios (cuerpos de agua) y flujos (intercambios entre los reservorios). El volumen total del agua en la Tierra es de aproximadamente 1.500.000 kilómetros cúbicos (km^3), de los cuales más del 97 por ciento se encuentra en los océanos. Otro 2 por ciento del total se encuentra en los casquetes polares y en los glaciares, mientras que el tercer reservorio activo en tamaño es el agua subterránea (0,3 por ciento). Sobre los océanos, la evaporación excede a la precipitación por unos 40.000 km^3. Una proporción significativa del agua evaporada de los océanos es transportada por los vientos a la superficie de la Tierra en forma de vapor de agua, donde se deposita en forma de precipitación. De los 111.000 km^3 del agua que cae como precipitación en la superficie de la Tierra, sólo alrededor de 71.000 km^3 vuelven a la atmósfera por evapotranspiración. A los restantes 40.000 km^3 se los lleva el río como escorrentía y finalmente son devueltos a los océanos. Esta cantidad equilibra la pérdida neta de agua de los océanos a la atmósfera mediante la evaporación (Figura 4.2).

Cuestiones de ecología | ***Recursos de aguas subterráneas***

Añadir agua a los campos agrícolas, proceso conocido como irrigación, es una práctica antigua e importante. En ambientes secos, la irrigación es esencial. Sin embargo, aun en las regiones donde la media de precipitación es adecuada para la producción agrícola, la irrigación se utiliza generalmente para brindar un suministro constante de agua a los campos y hacer que las plantas crezcan con menos dependencia de los efectos del clima. Aunque sólo un 15 por ciento de las tierras cultivadas del mundo se irrigan, las aguas subterráneas son responsables de un 35 a un 40 por ciento de la cosecha global de alimentos.

En la mayoría de los casos, las aguas subterráneas suministran el agua necesaria para la irrigación. Alrededor de un 30 por ciento de las aguas subterráneas utilizadas para la irrigación en Estados Unidos proviene de una única fuente: el acuífero de los Altiplanos-Ogallala (véase la Figura 1). Un acuífero es una capa freática de roca, arena o grava permeable capaz de suministrar cantidades significativas de agua. La arena y la grava enterradas que sostienen el agua del acuífero provienen de los ríos que han fluido hacia el Este desde las Montañas Rocosas durante los últimos millones de años. El grosor del acuífero, de 65 m de media, varía entre más de 1.000 m en Nebraska y menos de 20 m en Nuevo México. El agua contenida en él data de la última era glaciar, hace más de 10.000 años.

La alta permeabilidad del acuífero de los Altiplanos-Ogallala permite bombear un gran volumen de agua desde la tierra, pero también implica que debido al efecto acumulativo del bombeo en cualquier ubicación, los niveles de agua desciendan en una gran área del acuífero. La velocidad con la cual se bombea el agua hoy en día desde más de 200.000 pozos en la región es 50 veces mayor que la velocidad con la cual se repone el agua del acuífero. Durante décadas se creyó que el suministro del agua del acuífero no se acabaría jamás. Sin embargo, desde la década de los 40, el bombeo intenso ha reducido constantemente el nivel del agua en muchas zonas. En 1990, solamente las extracciones para la irrigación excedieron los casi 53 hm^3 por día. Durante el período de sequías en los estados occidentales, que tuvo lugar desde mediados de 1992 hasta finales de 1996, el descenso del nivel del agua (profundidad) del acuífero era de una media de 40 cm al año.

Una de las consecuencias del descenso del nivel del agua dentro del acuífero es que los costes del bombeo han aumentado en gran medida y se han vuelto prohibitivamente caros en algunos lugares. El bombeo también ha disminuido el volumen del agua de los acuíferos que desembocan en arroyos y manantiales. Por ejemplo, el bombeo del acuífero de Colorado disminuyó la corriente del río Arkansas, que atraviesa el Estado de Kansas.

Además del impacto en la agricultura, el declive del acuífero de los Altiplanos-Ogallala también perjudica el suministro de agua utilizada para consumo en la región. Aunque el 95 por ciento del agua bombeada del acuífero se utiliza para la irrigación, más del 80 por ciento de los habitantes de la región dependen del acuífero para tener agua para consumo. El agua de algunas zonas del acuífero no cumple con las normas de la Agencia de Protección Medioambiental (EPA), de los EE. UU., que regulan el agua para consumo humano, y la reducción de los niveles de agua disminuye la calidad de las aguas restantes a medida que las concentraciones de sales y otros solutos aumentan. ●

1. En muchas zonas del acuífero de los Altiplanos-Ogallala, no es posible desarrollar más fuentes y suministros de agua. ¿Qué medidas podrían tomarse para ayudar a conservar los suministros de agua existentes en estas zonas?
2. Debido a que el uso del agua en un estado puede influir a largo plazo en la disponibilidad del agua en toda la región (otros estados), ¿cómo se podrían administrar estos recursos hídricos?

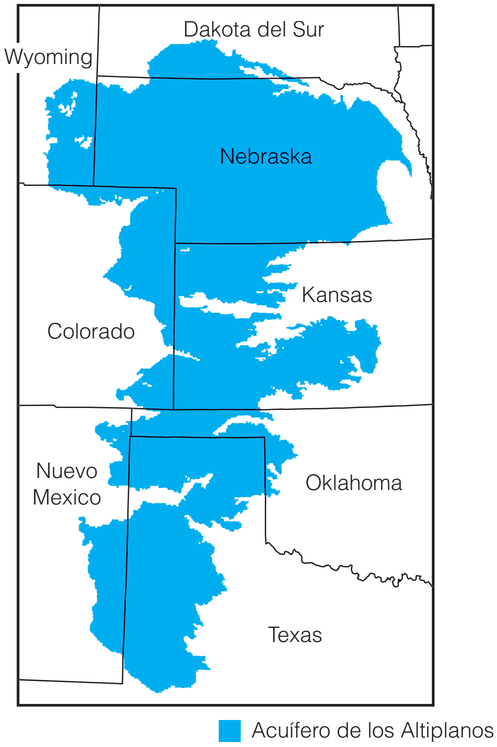


Figura 1 | El acuífero de los Altiplanos-Ogallala delinea un área de aproximadamente 451.000 km² que se extienden a lo largo de ocho estados. Este acuífero es la fuente principal de agua en una de las mayores regiones agrícolas de los Estados Unidos.

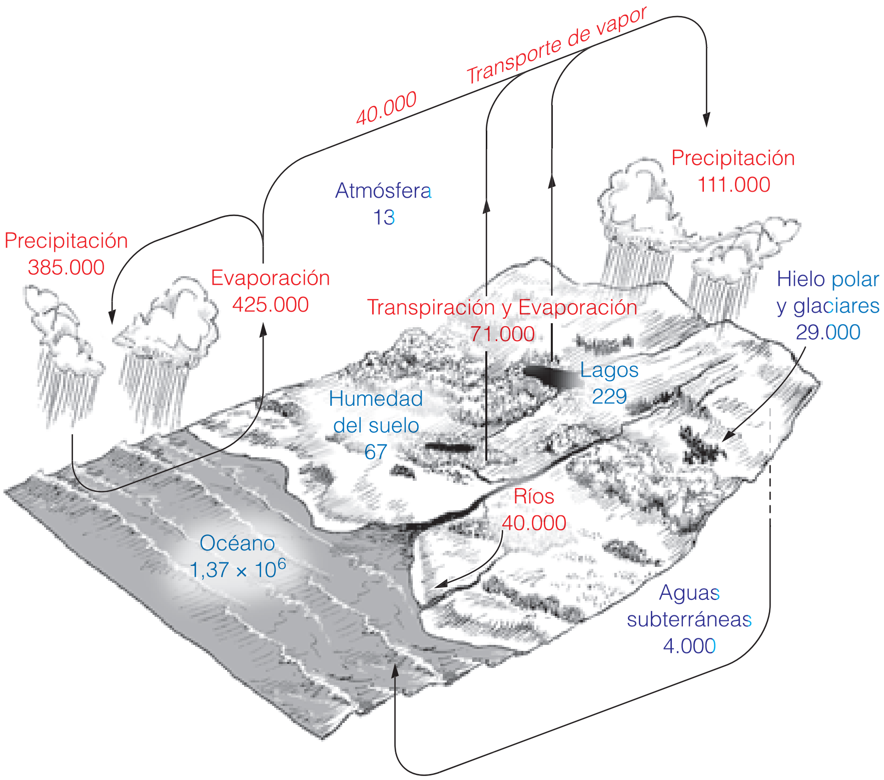


Figura 4.2 | Ciclo global del agua. Los valores de los reservorios (que se muestran en azul) son 10^8 km³. Los valores de los flujos (que se muestran en rojo) se miden en km³.

El tamaño relativamente pequeño del reservorio atmosférico (sólo 13 km^3) no refleja su importancia en el ciclo global del agua. Obsérvense los grandes flujos entre la atmósfera y el océano y la superficie terrestre en relación con la cantidad de agua que se encuentra en la atmósfera en un momento concreto (tamaño del reservorio). La importancia de la atmósfera en el ciclo global del agua se ve mejor reflejada por el tiempo de renovación del reservorio. El tiempo de renovación se calcula al dividir el tamaño del reservorio por la tasa de salida (flujo que sale). Por ejemplo, el tiempo de renovación del océano es el tamaño del reservorio ($1{,}37 \times 10^6$ km^3) dividido por la tasa de evaporación (425.000 km^3 por año), o más de 3.000 años. En cambio, el tiempo de renovación del reservorio atmosférico es de aproximadamente 0,024 años. Es decir que el contenido total del agua de la atmósfera se reemplaza de media cada 9 días.

4.2 | El agua tiene propiedades físicas importantes

Por la disposición física de las moléculas que la componen, el agua es una sustancia única. Una molécula de agua está formada por dos átomos de hidrógeno (H) unidos a uno de oxígeno (O), representados por el símbolo químico H_2O. Los átomos de H están enlazados a los átomos de O asimétricamente, de tal manera que los dos átomos de H se encuentran en uno de los extremos de la molécula y el de O en el otro (Figura 4.3a). Los puentes entre los dos átomos de hidrógeno y el átomo de oxígeno se forman mediante la unión de electrones compartidos (llamados enlaces covalentes), y cada uno de los átomos de H comparte un único electrón con el átomo de oxígeno. Los átomos de hidrógeno compartidos se encuentran más cerca del átomo de oxigeno de lo que se encuentran entre ellos. Como consecuencia, el lado de la molécula de agua en el cual se encuentran los átomos de H tiene una carga positiva, y el lado opuesto donde se encuentra el átomo de oxígeno tiene una carga negativa; y así la molécula de agua se polariza (lo que se denomina *enlace covalente polar*) (Figura 4.3b).

Por su polaridad, cada molécula de agua se enlaza débilmente con las moléculas que la rodean (Figura 4.3c). El extremo positivo (hidrógeno) de una molécula atrae al extremo negativo (oxígeno) de la otra. El ángulo entre los átomos de hidrógeno facilita una disposición abierta de forma tetraédrica de las moléculas del agua. Este estado, en el cual los átomos de hidrógeno actúan como conexión entre las moléculas de agua, se representa mediante **puentes de hidrógeno**. La unión simultánea de un átomo de hidrógeno a un átomo de oxígeno de dos moléculas de agua diferentes da como resultado una disposición en red de las moléculas (Figura 4.3d). Sin embargo, estos enlaces son débiles si los comparamos con el enlace entre los átomos de hidrógeno

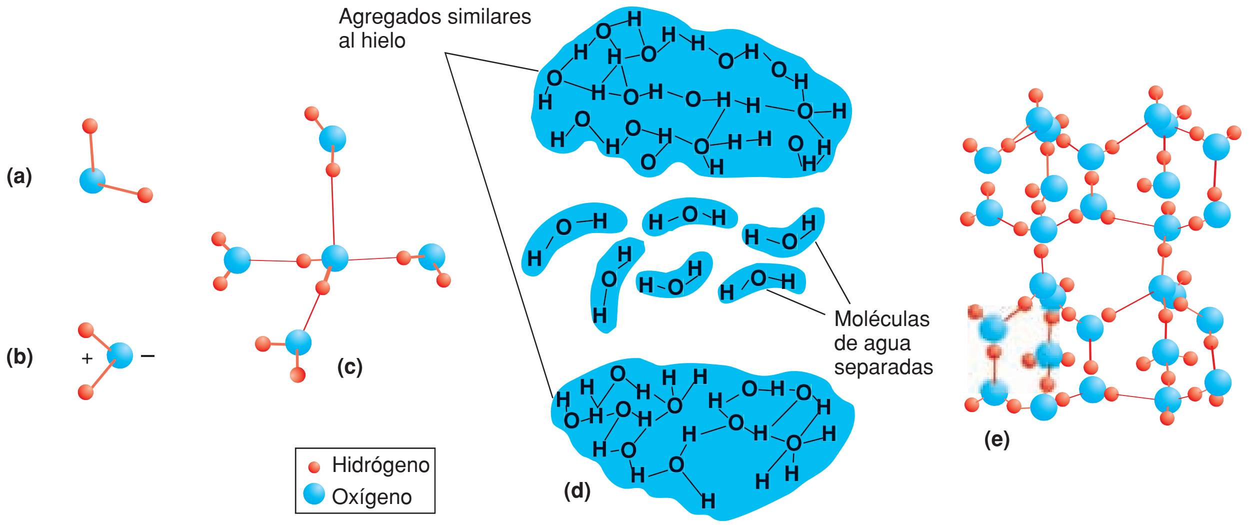


Figura 4.3 | La estructura del agua. **(a)** Una molécula de agua aislada que muestra la disposición angular de los átomos de hidrógeno. **(b)** Polaridad del agua. **(c)** Puentes de hidrógeno a una molécula de agua en el hielo. **(d)** La estructura del agua líquida. **(e)** La estructura de hielo de red abierta.

y el átomo de oxígeno y, como consecuencia, pueden romperse y volver a formarse fácilmente.

El agua tiene muchas propiedades únicas relacionadas con sus puentes de hidrógeno. Una de las propiedades es el alto **calor específico**; es decir, la cantidad de calorías necesarias para aumentar en 1 grado Celsius la temperatura de 1 gramo de agua. El calor específico del agua posee el valor de 1, y al resto de las sustancias se les asigna un valor comparándolas con el agua. El agua puede almacenar grandes cantidades de energía calórica con un pequeño aumento de la temperatura. Por ello, deben absorberse grandes cantidades de calor para que la temperatura de las aguas naturales como las lagunas, los lagos o los mares, aumenten tan sólo 1 °C. Éstas se calientan lentamente durante la primavera y se enfrían con la misma lentitud en otoño. Este comportamiento evita las amplias variaciones estacionales de temperatura en los hábitat acuáticos, tan comunes en las temperaturas del aire, y modera la temperatura del ambiente a nivel local y global (véase el Capítulo 3). El calor específico del agua es importante también para la regulación térmica de los organismos. Debido a que del 75 al 95 por ciento del peso de todas las células vivas es agua, la variación de la temperatura también se modera según los cambios de la temperatura ambiente.

Por el alto calor específico del agua, se necesitan grandes cantidades de energía calórica para cambiar el estado entre las fases sólidas (hielo), líquidas, y gaseosas (vapor de agua). En conjunto, la energía liberada o absorbida en la transformación del agua de un estado a otro se denomina calor latente (véase el Apartado 3.6). Para reducir la temperatura de un gramo de agua de 2 °C a 1 °C, sólo es necesario restar 1 caloría de energía calórica (4.184 julios), pero es necesario restar 80 veces más de energía calórica (80 calorías por gramo) para convertir la misma cantidad de agua a 1 °C en hielo (punto de congelación de 0 °C). Asimismo, son necesarias 536 calorías para invertir la atracción entre moléculas y convertir 1 g de agua a 100 °C en vapor, la misma cantidad de calor que se necesita para aumentar la temperatura de 536 g de agua 1 °C.

La naturaleza de la disposición en red de las moléculas aporta al agua una relación especial entre la densidad y la temperatura. La mayoría de los líquidos se vuelven más densos cuando se enfrían. Si se enfrían hasta la temperatura de congelación, se vuelven sólidos, y la fase sólida es más densa que la líquida. Esto no es aplicable al agua. El agua pura se vuelve más densa a medida que se enfría hasta que llega a los 4 °C. Un enfriamiento a menos temperatura hará que la densidad sea menor. Cuando se alcanza la temperatura de 0 °C, se llega a la congelación y la estructura de red se completa: cada átomo de oxígeno se enlaza con otros cuatro átomos de oxígeno mediante átomos de hidrógeno. El resultado es una red con grandes espacios abiertos y, por lo tanto, de menor densidad (véase la Figura 4.3e). Las moléculas de agua con esta estructura ocupan más espacio que el que ocuparían en su estado líquido. Debido a su menor densidad, el hielo es más liviano que el agua y flota sobre ella. Esta propiedad es muy importante para la vida en los medios acuáticos. La presencia de hielo en la superficie de los cuerpos de agua sirve para aislar las aguas que se encuentran debajo y para ayudar a evitar que cuerpos mayores de agua se congelen durante los meses de invierno.

Gracias a los puentes de hidrógeno, las moléculas de agua tienden a sujetarse firmemente entre ellas y a resistir fuerzas externas que romperían estos puentes. Esta propiedad se denomina **cohesión**. Dentro de una masa de agua, estas fuerzas de atracción son iguales en todos los puntos. Sin embargo, en la superficie del agua existe un conjunto diferente de condiciones. Bajo la superficie, las moléculas de agua están fuertemente atraídas entre sí. Por encima se da la atracción mucho más débil entre las moléculas de agua y las moléculas de aire. Por lo tanto, las moléculas de la superficie son atraídas hacia abajo y la superficie se vuelve tensa como la de un globo inflado. Este estado, denominado **tensión superficial**, es importante en las vidas de los organismos acuáticos.

Por ejemplo, la superficie del agua es capaz de soportar pequeños objetos y animales, como los zapateros (Gerridae) y las arañas de agua (*Dolomedes* spp.) que se encuentran en la superficie de las lagunas. Para otros organismos pequeños, la tensión superficial constituye una barrera, ya sea porque desean introducirse en el agua que está debajo o escapar hacia la superficie. Para algunos, la tensión superficial es sencillamente demasiado grande como para poder romperla; para otros, es una trampa que deben evitar mientras recorren la superficie para alimentarse o desovar. Si quedan atrapados por la tensión superficial, los insectos de menor tamaño pueden tener problemas para mantenerse en la superficie del agua. Para las ninfas de las efímeras (Ephemeroptera) y tricópteros (Trichoptera) que viven en el agua y se transforman en adultos alados, la tensión superficial es un obstáculo para sus esfuerzos por emerger del agua. Al ralentizarse en la superficie, estos insectos se convierten en presas fáciles para los peces.

La cohesión también es responsable de la viscosidad del agua. La **viscosidad** es la propiedad del material que mide la fuerza necesaria para separar las moléculas y permitir el paso de un objeto a través del líquido. La viscosidad es la fuente de resistencia de fricción para objetos que se desplazan en el agua. Esta resistencia de fricción del agua es 100 veces mayor que la del aire. La forma corporal hidrodinámica de muchos organismos acuáticos, por ejemplo, la mayoría de los peces y mamíferos marinos, ayuda a reducir esta resistencia de fricción. Reemplazar el agua en el espacio que queda detrás de los animales al desplazarse supone un freno adicional para el cuerpo. Un animal con forma hidrodinámica invertida, con un frente corto y redondeado y un cuerpo marcadamente ahusado, ofrece la mínima resistencia en el agua. El ejemplo perfecto de tal hidrodinamia es el cachalote (*Physeter catodon*).

La alta viscosidad del agua, en comparación con la del aire, se debe en gran parte a su mayor densidad. La densidad del agua es aproximadamente 860 veces mayor que la del aire (el agua pura tiene una densidad de 1.000 kg/m^3). A pesar de que la viscosidad del agua supone una constricción para la movilidad de los organismos acuáticos, también es beneficiosa. Si un cuerpo se sumerge en el agua y su peso es menor que el del agua en la que se desplaza, estará sujeto a una fuerza ascendente llamada **flotabilidad.** Debido a que la mayoría de los organismos acuáticos (plantas y animales) poseen una flotabilidad casi neutra (su densidad es similar a la del agua), no necesitan invertir en material estructural, como esqueleto o celulosa, para poder mantenerse erguidos frente a la fuerza de la gravedad. De manera similar, en lo que se refiere al movimiento, los animales terrestres deben levantar su masa corporal contra la fuerza de gravedad a cada paso que dan. Esos movimientos requieren significativamente más energía que aquellos que necesitan los organismos acuáticos para los movimientos de nado.

Sin embargo, la gran densidad del agua puede tener efectos significativos en el metabolismo de los organismos marinos que habitan las aguas más profundas del océano. Por su mayor densidad, el agua también experimenta mayores cambios de presión según la profundidad en comparación con los que presenta el aire. A nivel del mar, el peso de la columna vertical de aire desde lo alto de la atmósfera hasta la superficie marina es de 1 kg/cm^2, o 1 atmósfera (atm). En contraste, bajo el agua la presión aumenta 1 atm por cada 10 m de profundidad.

Debido a que el fondo del océano presenta variaciones que oscilan entre los 100 metros y los 10.000 m en las fosas submarinas, el rango de la presión en el fondo del océano oscila entre 20 y más de 1.000 atm. Investigaciones recientes demuestran que tanto las proteínas como las membranas biológicas se ven enormemente afectadas por la presión y deben modificarse para funcionar en los animales que viven en el fondo del océano.

4.3 | En ambientes acuáticos, la luz varía según la profundidad

Cuando la luz llega a la superficie del agua, una determinada cantidad se refleja nuevamente a la atmósfera. La cantidad de luz reflejada desde la superficie depende del ángulo desde el cual la luz alcanza la superficie. A menor ángulo, mayor la cantidad de luz que será reflejada. Como consecuencia, la cantidad de luz que se refleja desde la superficie del agua será diferente todos los días y en todas las estaciones según se desplaza uno del Ecuador a los polos (véase el Apartado 3.2 para leer la información completa sobre este tema).

La cantidad de luz que traspasa la superficie del agua se reduce por medio de otros dos procesos. En primer lugar, las partículas suspendidas, tanto vivas como muertas, interceptan la luz y la absorben o la dispersan. La dispersión de la luz aumenta su recorrido a través del agua y la atenúa aun más. En segundo lugar, el agua misma absorbe luz (Figura 4.4). Incluso en agua completamente limpia y clara, sólo alrededor del 40 por ciento de la radiación de onda corta alcanza una profundidad de 1 metro. Además, el agua absorbe algunas longitudes de onda más que otras.

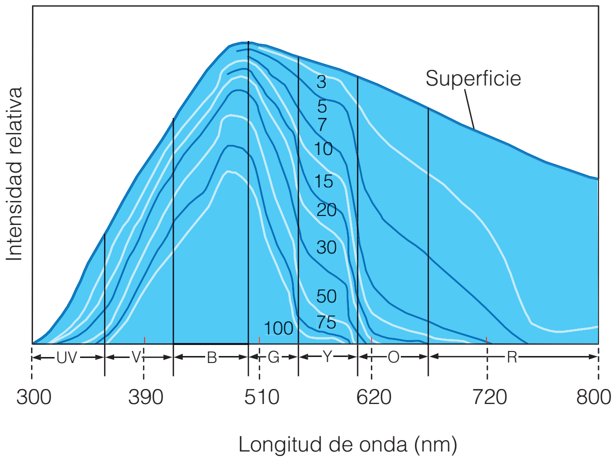


Figura 4.4 | La distribución espectral de la energía solar en la superficie de la Tierra y después de que ha sido modificada por el paso según las diferentes profundidades, medida en metros, de agua pura. Obsérvese cuán rápido se atenúan las longitudes de ondas rojas. Aproximadamente a 10 m, se agota la luz roja; pero a los 100 m, las longitudes de onda azules todavía conservan casi la mitad de la intensidad. (Adaptación de Clark 1939.)

Las primeras en ser absorbidas son las radiaciones visibles de luz roja e infrarroja, las longitudes de onda de más de 750 nm. Esta absorción reduce la energía solar a la mitad. Luego, en aguas limpias, la luz amarilla desaparece, seguida de la verde y de la violeta, y sólo las longitudes de onda azules penetran hasta el agua más profunda. Una parte de la luz azul se pierde al aumentar la profundidad. En el agua de mar más limpia, sólo alrededor del 10 por ciento de la luz azul llega a más de 100 m de profundidad.

Estos cambios en la cantidad y en la calidad de la luz son muy importantes para la vida en los ambientes acuáticos, tanto porque influyen directamente en la cantidad y en la distribución de la productividad (véase el Apartado 20.4 y el Capítulo 24) como porque influyen sobre el perfil vertical de la temperatura según la profundidad del agua. La falta de luz en las aguas más profundas del océano ha causado varias adaptaciones. Los organismos que habitan en lo más profundo del océano, entre los 200 m y 1.000 m, generalmente son de un color gris plata o negro oscuro y, a menudo, los organismos que viven en las aguas aun más profundas (más de 1.000 m) no poseen pigmentación. Otra adaptación son los ojos grandes, que les aporta una gran capacidad de captación de luz, y muchos organismos cuentan con órganos adaptados para producir luz mediante reacciones químicas, lo que se denomina bioluminiscencia (véase el Apartado 24.10).

4.4 | La temperatura varía según la profundidad del agua

Como hemos señalado en el Capítulo 3 (Apartado 3.1), las temperaturas superficiales reflejan el equilibrio entre la radiación entrante o absorbida y la saliente o emitida. La reducción exponencial de la radiación solar según la profundidad del agua (como demuestra el perfil vertical de luz en la Figura 4.4) también causa la correspondiente disminución de la temperatura del agua. La región del perfil vertical de profundidad donde se produce la disminución de temperatura más rápida se denomina **termoclina**. La profundidad de la termoclina dependerá de la entrada de radiación solar y de la temperatura de la superficie del agua. Bajo la termoclina, la temperatura del agua continúa bajando con la profundidad, pero a una velocidad mucho más lenta. El resultado es un marcado patrón de zonación de temperatura con la profundidad. La termoclina demarca una capa superior de agua cálida, más liviana (menos densa) llamada **epilimnion** y una capa inferior de agua fría más densa llamada **hipolimnion** (Figura 4.5; véase además el Apartado 21.8 y la Figura 21.18).

Así como la variación estacional de la llegada de radiación solar a la superficie de la Tierra provoca cambios estacionales en las temperaturas superficiales (véase el Apartado 3.2), las variaciones estacionales en la llegada de radiación solar a la superficie del agua provocan cambios estacionales en el perfil vertical de la temperatura de los ambientes o medios acuáticos. La llegada relativamente constante de radiación solar a la

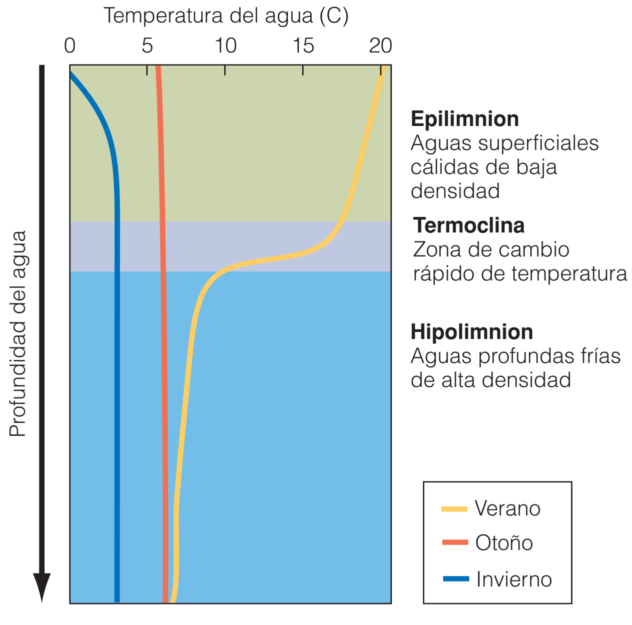


Figura 4.5 | Perfil de temperatura con profundidad de agua de una masa de agua abierta, como un lago o una laguna. El perfil vertical puede dividirse en tres zonas marcadas: epilimnion, termoclina e hipolimnion. Con la disminución de la temperatura del aire durante los meses de otoño, el agua superficial se enfría y se hunde. En este momento, la temperatura es constante con la profundidad. Con la llegada del invierno, el agua de la superficie se enfría aun más, y puede llegar a formarse hielo en la superficie. Cuando llega la primavera, el proceso se revierte, y se forma nuevamente la termoclina.

superficie del agua a lo largo del año hace que la termoclina sea un rasgo permanente de las aguas tropicales. En las aguas de zonas templadas, existe una marcada termoclina durante los meses de verano. En otoño, las condiciones comienzan a variar, y se produce un cambio. Descienden las temperaturas del aire y disminuye la luz solar, y la superficie del agua comienza a enfriarse. Como consecuencia, el agua se vuelve más densa y se hunde, desplazando el agua más cálida de debajo hacia la superficie, donde, a su vez, se enfría. Este enfriamiento continúa hasta que la temperatura se vuelve homogénea en toda la cuenca (véase la Figura 4.5). Entonces, el agua de la laguna y del lago circula por toda la cuenca. Este proceso de circulación vertical llamado renovación otoñal es un componente importante de la dinámica de los nutrientes en ecosistemas de aguas abiertas (véase el Capítulo 21). Con la ayuda del viento, este proceso de mezcla vertical puede durar hasta que se forma hielo.

Luego, llega el invierno: la temperatura del agua desciende por debajo de los 4 °C, y el agua de la superficie se vuelve liviana de nuevo y permanece en ese lugar. (Recuérdese que el agua se vuelve más liviana por encima y por debajo de los 4 °C; véase el Apartado 4.2). Si el invierno es lo bastante frío, el agua de la superficie se congela; si no, permanece cercana a los 0 °C. En ese momento, el lugar más cálido de la laguna o del lago es el fondo. Con la desintegración del hielo y el calentamiento del agua de la superficie que produce la primavera, el agua se vuelve a estratificar.

Los cambios en la estratificación producidos como consecuencia de tales cambios estacionales no sucede en todas las masas de agua y no debe considerarse como característica de todas las masas de agua profundas. En algunos lagos y lagunas de poca profundidad, puede darse una estratificación de corta duración; en otros, aunque exista estratificación, la profundidad puede no ser suficiente como para que se desarrolle una termoclina marcada. En algunos lagos muy profundos y en los océanos, durante los periodos de renovación, la termoclina no desaparece por completo, sino que simplemente desciende. En tales masas de agua, el agua del fondo nunca se mezcla con la de la capa más alta. Sin embargo, existe alguna forma de estratificación térmica en todas las masas de agua abiertas.

Por otro lado, la temperatura de una masa de agua corriente (arroyo o río) es variable (Figura 4.6). Los arroyos pequeños y poco profundos tienden a seguir, aunque no tan de cerca, las temperaturas del aire. Se calientan y se enfrían con las estaciones, pero rara vez sus temperaturas llegan a ser bajo cero en invierno. Los arroyos con grandes superficies expuestas a la luz solar son más cálidos que aquellos con sombra de árboles, arbustos o de riberas altas. Este hecho es importante desde el punto de vista ecológico, puesto que la temperatura afecta a la comunidad del arroyo

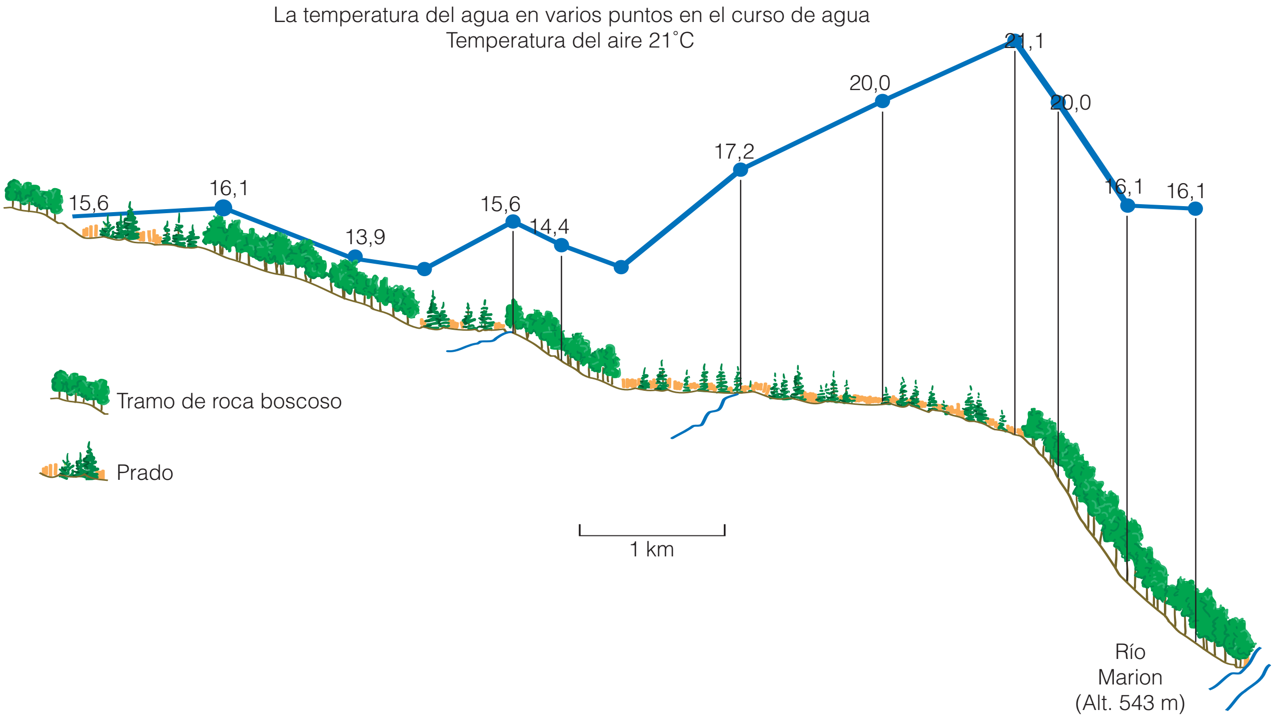


Figura 4.6 | Perfil del arroyo Bear (Montes Adirondack, Nueva York) y gráfico de temperaturas de sus aguas. Nótese que las temperaturas del agua se elevan cuando el arroyo se mueve a través del prado y vuelven a descender cuando fluye sobre la parte cubierta con sombra del bosque.

e influye sobre la presencia o ausencia de organismos de agua fría o caliente. Por ejemplo, el pez depredador que predomina en cada una es distinto: en aguas más frías, hay especies que demandan más oxígeno, como la trucha y la perca americana de boca pequeña; y en aguas más cálidas, se encuentran especies que demandan menos oxígeno, como los plecos y los peces gato (véase la Figura 24.13).

4.5 | El agua funciona como un solvente

Si se remueve una cucharada de azúcar en un vaso con agua, el azúcar se disuelve, y se forma una mezcla homogénea. Un líquido que es una mezcla homogénea de dos o más sustancias se le denomina **disolución.** El agente que disuelve una disolución es el **solvente** o **disolvente**, y la sustancia que se disuelve se llama **soluto.** A la disolución cuyo solvente es el agua se le denomina disolución acuosa.

El agua es un disolvente extraordinario que tiene la capacidad de disolver más sustancias que cualquier otro líquido. Esta capacidad extraordinaria de funcionar como disolvente convierte al agua en una sustancia biológicamente crucial. Se trata de un líquido en el cual las moléculas de nutrientes y los productos de desecho pueden disolverse y transportarse, ayuda a regular la temperatura, y preserva el equilibrio químico en las células vivas.

La capacidad del agua de funcionar como solvente se debe en gran medida al enlace tratado en el Apartado 4.2. Como resultado del enlace asimétrico del átomo H con los átomos O (véase la Figura 4.3), un lado de cada molécula de agua tiene una carga positiva permanente y el otro lado tiene una carga negativa permanente; esta situación se denomina dipolo (polos con cargas opuestas). Dado que las cargas opuestas se atraen, además de atraerse fuertemente entre sí, las moléculas de agua también atraen otras moléculas con carga.

Los compuestos que constan de átomos o grupos de átomos cargados eléctricamente se denominan **iones**. El cloruro de sodio (sal de mesa), por ejemplo, es un compuesto formado por iones de sodio con carga positiva (Na^+) e iones de cloro con carga negativa (Cl^-), dispuestos en forma de red cristalina. Cuando se vierte la sal al agua, las atracciones entre las cargas negativas (átomo de oxígeno) y positivas (átomos de hidrógeno) en la molécula de agua (véase la Figura 4.3), y las de los átomos de sodio y cloro son mayores que las fuerzas que mantienen unidos los cristales de sal (enlaces iónicos). Como resultado, los cristales de sal se disocian fácilmente en los iones que los componen al entrar en contacto con el agua, es decir, se disuelven.

Las propiedades como solvente del agua son la causa de la mayoría de los minerales (elementos y compuestos inorgánicos) que se encuentran en los ambientes acuáticos. Cuando el agua se condensa y forma nubes, es casi pura, salvo por algunos gases atmosféricos disueltos. Cuando el agua cae a la superficie como precipitación, adquiere sustancias adicionales de la materia en forma de partículas y el polvo suspendidos en la atmósfera. El agua que cae sobre la tierra fluye sobre la superficie y se filtra en el suelo, y así obtiene más solutos. Las aguas superficiales, como los arroyos y ríos, recogen más solutos de las sustancias por y sobre las que fluyen. Las aguas de la mayoría de los ríos y lagos contienen minerales disueltos. Las concentraciones relativas de minerales en estas aguas reflejan los sustratos sobre los que fluyen. Por ejemplo, las aguas que fluyen sobre zonas en las que subyace, en gran medida, la piedra caliza (compuesta sobre todo de carbonato de calcio; $CaCO_3$) tienen altas concentraciones de calcio (Ca^{2+}) y bicarbonato (HCO_3^-).

En comparación con las aguas dulces, los océanos presentan una concentración de solutos mucho más alta. De hecho, los océanos funcionan como un gran alambique. El flujo de agua dulce a los océanos aumenta continuamente el contenido en solutos de las aguas, puesto que el agua pura se evapora de la superficie y pasa a la atmósfera. La concentración de solutos, sin embargo, no puede continuar en aumento indefinidamente. Cuando la concentración de determinados elementos alcanza el límite fijado por la máxima solubilidad de los compuestos que forman (gramos por litro), los excesos precipitan y se depositan como sedimentos. El calcio, por ejemplo, forma, con facilidad, carbonato de calcio ($CaCO_3$) en las aguas de los océanos. La solubilidad máxima del carbonato de calcio, sin embargo, es de tan sólo 0,014 gramos por litro de agua, una concentración que se alcanzó al comienzo de la historia de los océanos. Como resultado, los iones de calcio precipitan continuamente desde la solución y se depositan en el fondo del océano como sedimentos de piedra caliza.

En cambio, la solubilidad del cloruro de sodio es muy alta (360 gramos por litro). De hecho, estos dos elementos, el sodio y el cloro, forman aproximadamente el 86 por ciento de la sal marina. Éstos, junto con otros elementos importantes como el azufre, el magnesio, el potasio y el calcio, cuyas proporciones relativas varían poco, componen el 99 por ciento de la sal marina (Tabla 4.1). La determinación del elemento más abundante, el cloro, se usa como índice de salinidad. La salinidad se expresa en **unidades salinas funcionales (USF)** (representadas como ‰), medidas como gramos de cloro por kilo de agua. La salinidad del mar abierto es bastante constante con un 35 ‰ de media. En cambio, la salinidad en agua dulce varía entre 0,065 ‰ y 0,30 ‰. No obstante, a lo largo de las escalas de tiempo geológicas (cientos de millones de años), la salinidad de los océanos ha aumentado y continúa haciéndolo.

4.6 | El oxígeno se difunde desde la atmósfera a las aguas superficiales

El papel del agua como solvente no se limita a la disolución de sólidos. La superficie de una masa de agua define un

Tabla 4.1 | **Composición de sal marina de 35 unidades salinas funcionales (USF)**

Elementos	**g/kg**	**Milimoles/kg**	**Miliequivalentes/kg**
Cationes			
Sodio	10,752	467,56	467,56
Potasio	0,395	10,10	10,10
Magnesio	2,295	53,25	106,50
Calcio	0,416	10,38	20,76
Estroncio	0,008	0,09	0,18
			605,10
Aniones			
Cloro	19,345	545,59	545,59
Bromo	0,066	0,83	0,83
Flúor	0,0013	0,07	0,07
Sulfato	2,701	28,12	56,23
Bicarbonato	0,145	2,38	—
Ácido Bórico	0,027	0,44	—
			602,72

límite con la atmósfera. Los gases se intercambian a través de este límite en el proceso de difusión. La **difusión** es la tendencia general de las moléculas a moverse de una región de alta concentración a una de baja concentración (véase Cuantificando la ecología 4.1: Difusión y ósmosis). El proceso de difusión produce una transferencia global, de dos gases importantes desde el punto de vista metabólico, el oxígeno y el dióxido de carbono, desde la atmósfera (concentración más alta) hacia las aguas superficiales (concentración más baja) de los ambientes acuáticos.

El oxígeno se difunde desde la atmósfera hacia el agua de la superficie. La tasa de difusión está controlada por la solubilidad del oxígeno en agua y por la pendiente del gradiente de difusión (la diferencia en la concentración del aire y las aguas superficiales donde sucede la difusión). La solubilidad de gases en agua es una función de temperatura, presión y salinidad. El valor de saturación del oxígeno es mayor en agua fría que en agua caliente, porque la solubilidad (capacidad de permanecer como solución) de un gas en el agua disminuye cuando la temperatura aumenta. Sin embargo, la solubilidad aumenta con el incremento de la presión atmosférica y disminuye con el aumento de la salinidad, lo cual es de poca importancia en agua dulce.

En aguas superficiales, el proceso de difusión continúa y el oxígeno se difunde desde la superficie hacia las aguas que están más abajo (concentración más baja). La mayor densidad y viscosidad del agua relativas al aire sirven para limitar la tasa según la cual los gases se difunden por el agua. La difusión de gases sucede alrededor de 10.000 veces más lenta en el agua que en el aire. Además del proceso de difusión, el oxígeno absorbido por el agua de la superficie se mezcla con agua más profunda gracias a las corrientes internas y a la turbulencia. En aguas de poca profundidad que corren muy rápidas y en rocíos causados por el viento, el oxígeno puede alcanzar y mantener niveles de saturación y hasta de sobresaturación por el aumento del área de absorción en la superficie de contacto entre el aire y el agua. El oxígeno se pierde en el agua cuando aumenta la temperatura, disminuye la solubilidad y por el consumo de la vida acuática.

En verano, el oxígeno, al igual que la temperatura (véase el Apartado 4.4), puede estratificarse en lagos y lagunas. La mayor cantidad de oxígeno se da, generalmente, cerca de la superficie, donde existe un intercambio entre el agua y la atmósfera, estimulado por la acción de remoción del viento (Figura 4.7). Además de su entrada en el agua por medio de la difusión desde la atmósfera, el oxígeno es también producto de la fotosíntesis, muy restringida en las aguas superficiales por las limitaciones en la disponibilidad de luz (véase la Figura 4.5 y Capítulo 6). La cantidad de oxígeno disminuye con la profundidad debido a la demanda de oxígeno de los organismos descomponedores que viven en el fondo de los sedimentos (Capítulo 21). Durante la primavera y la renovación de aguas otoñal, cuando el agua circula por el lago, el oxígeno se repone en las aguas profundas. En invierno, la reducción de oxígeno en el agua que no se congeló es leve, dado que la demanda de oxígeno de los organismos se reduce por el frío y la solubilidad del oxígeno es mayor a temperaturas más bajas. Debajo del hielo, no obstante, la disminución de oxígeno puede ser grave por la falta de difusión desde la atmósfera hacia las aguas superficiales.

Al igual que en las lagunas y los lagos, el oxígeno no se distribuye uniformemente en las profundidades de los océanos (Figura 4.8). Un perfil oceánico de oxígeno típico muestra una cantidad máxima en los 10-20 m superiores, donde la actividad fotosintética y la difusión desde la atmósfera, generalmente, conducen a la saturación. Con el aumento de la profundidad, el contenido de oxígeno disminuye. En las aguas abiertas del océano, las concentraciones alcanzan un valor mínimo, en algún punto entre los 500 y los 1.000 m, una región que se denomina *zona de contenido mínimo en oxígeno*. A diferencia de los lagos y las lagunas, donde la descomposición estacional de la termoclina y la mezcla que resulta entre aguas superficiales y profundas llevan a una gradiente dinámica de la temperatura y del contenido de oxígeno, la profundidad limitada de la superficie de mezcla en los océanos profundos mantiene la gradiente vertical de disponibilidad de oxígeno todo el año.

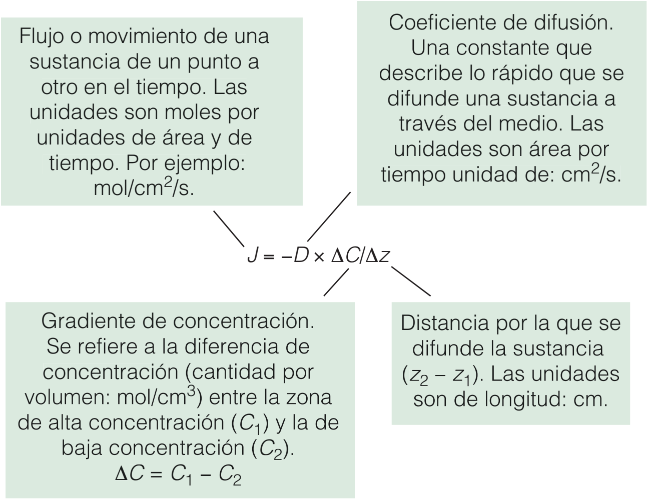
La disponibilidad de oxígeno en los ambientes acuáticos de aguas en movimiento es bastante diferente. La agitación y el arremolinamiento constantes de los cursos de agua con

Cuantificando la ecología 4.1 | *Difusión y ósmosis*

x^2
Δz
$\sqrt{y}$

La difusión es el movimiento global pasivo de partículas (átomos, iones o moléculas) desde una zona de alta concentración hacia otra de concentración más baja. En otras palabras, cualquier sustancia difunde, y por ende disminuye, su gradiente de concentración. Una sustancia hace esto hasta que alcanza el equilibrio (Figura 1). Éste se alcanza cuando la concentración es igual en todos los puntos del sistema.

La ley de Fick describe el flujo (movimiento de la sustancia):



Flujo o movimiento de una sustancia de un punto a otro en el tiempo. Las unidades son moles por unidades de área y de tiempo. Por ejemplo: mol/cm^2/s.

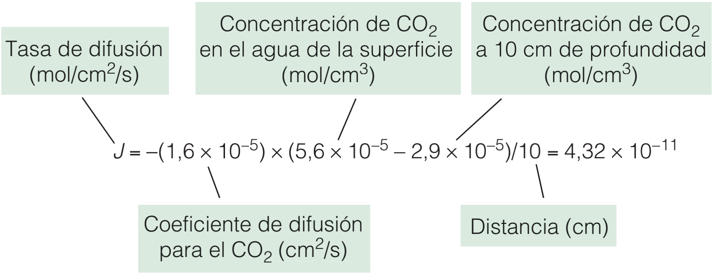
Coeficiente de difusión. Una constante que describe lo rápido que se difunde una sustancia a través del medio. Las unidades son área por tiempo unidad de: cm^2/s.

$$J = -D \times \Delta C/\Delta z$$

Gradiente de concentración. Se refiere a la diferencia de concentración (cantidad por volumen: mol/cm^3) entre la zona de alta concentración (C_1) y la de baja concentración (C_2).
$\Delta C = C_1 - C_2$

Distancia por la que se difunde la sustancia ($z_2 - z_1$). Las unidades son de longitud: cm.

Por ejemplo, los gases, tales como el oxígeno y el dióxido de carbono se difunden desde la atmósfera hacia la capa superficial del agua en los ecosistemas acuáticos. Una vez que están en la capa superficial, estos gases siguen difundiéndose hacia las aguas de más abajo. Podemos usar la ecuación indicada para calcular la tasa de difusión del dióxido de carbono entre la capa superficial de agua y una profundidad de 10 cm de la siguiente manera:



Tasa de difusión (mol/cm^2/s)

Concentración de CO_2 en el agua de la superficie (mol/cm^3)

Concentración de CO_2 a 10 cm de profundidad (mol/cm^3)

$$J = -(1{,}6 \times 10^{-5}) \times (5{,}6 \times 10^{-5} - 2{,}9 \times 10^{-5})/10 = 4{,}32 \times 10^{-11}$$

Coeficiente de difusión para el CO_2 (cm^2/s)

Distancia (cm)

Además de ser un proceso importante para el movimiento de sustancias en y entre la atmósfera y los ambientes acuáticos (como el movimiento de sustancias en solución en tierra, véase el Capítulo 5), la difusión también

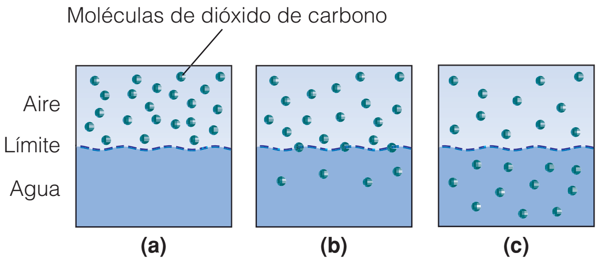


Figura 1 | **La sustancia se difunde desde las zonas de alta concentración hacia las zonas de concentración más baja. El dióxido de carbono se difunde desde el aire hacia el agua de la superficie (a-b), hasta que la concentración en dicha agua es igual a la del aire que está arriba: equilibrio logrado (c).**

cascadas dan mayor contacto con la atmósfera; por eso, el contenido de oxígeno del agua es superior, con frecuencia, cercano a la saturación para la temperatura reinante. El oxígeno disuelto presenta alguna disminución de importancia solamente en pozos profundos o en aguas contaminadas.

Sin embargo, incluso en condiciones ideales, la solubilidad de los gases en agua no es mayor. Por ejemplo, el oxígeno casi nunca es limitado en ambientes terrestres. En ambientes acuáticos, no obstante, la provisión de oxígeno, aun en niveles de saturación, es escasa y problemática. En comparación con la concentración de 0,21 litros por litro de la atmósfera (21% por volumen), la solubilidad del oxígeno en el agua alcanza un máximo de 0,01 litros por litro (1%) en agua dulce a una temperatura de 0 °C. Como resultado, la concentración de oxígeno en ambientes acuáticos, en general, limita la respiración y la actividad metabólica (véase el Apartado 6.1).

se da en los procesos biológicos. Gran parte del transporte a través de membranas celulares se hace mediante la difusión (véanse los Capítulos 6 y 7). Cuando una sustancia se concentra más en un lado de la membrana que en otro, hay una tendencia a que la sustancia se difunda a través de la membrana, disminuyendo su gradiente de concentración (siempre que la membrana sea permeable a esa sustancia). Sin embargo, las membranas son permeables de modo selectivo, y por lo tanto, afectan la tasa de difusión de diferentes sustancias.

La difusión del agua a través de una membrana selectivamente permeable es un caso especial de transporte pasivo llamado **ósmosis**. Supongamos que encerramos un soluto como la sal (cloruro de sodio) a una concentración alta (y agua a una concentración baja) en un conducto sellado con una membrana semipermeable y lo sumergimos en un vaso de precipitados con agua destilada (Figura 2). La membrana es permeable al agua, pero no a la sal. El volumen de fluido dentro del vaso aumenta y se eleva por el tubo, mientras el agua se mueve a través de la membrana hacia la disolución mediante un proceso llamado ósmosis. El agua sigue moviéndose a través de la membrana hasta que la presión osmótica del soluto (que disminuye al tiempo que el agua pura diluye más el soluto) es igual a la presión física hacia abajo que ejerce la columna de agua en el vaso de precipitados.

La tendencia de los solutos de una disolución a llevar a las moléculas de agua a moverse desde áreas de alta concentración hacia áreas de baja concentración se llama potencial osmótico. El potencial osmótico de una solución depende de su concentración. Cuanto más alta la concentración de solutos, más bajo su potencial osmótico y mayor su tendencia al aumento de agua.

La ósmosis tiene gran importancia para los procesos biológicos. El transporte de agua y otras moléculas a través de las membranas biológicas es esencial para muchos procesos en los organismos vivos. La ósmosis y el potencial osmótico participan en el mantenimiento del equilibrio hídrico en todos los seres vivos, desde los protozoos de una célula hasta los vertebrados. La ósmosis cumple un papel particularmente importante en los organismos de agua dulce y en los marinos, cuyas concentraciones internas de solutos se diferencian de las del agua a su alrededor.●

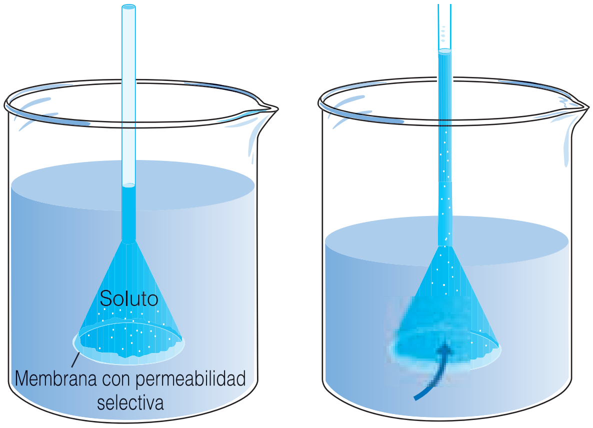


Figura 2

1. ¿De qué manera difiere la influencia de la ósmosis para los peces que viven en ambientes de agua dulce y para los de agua salada? Supóngase que la concentración de soluto (sal) de los tejidos de los peces está entre la del agua dulce y la del agua salada.
2. En el ejemplo de la difusión del dióxido de carbono en dicha agua, ¿de qué manera modificaría la tasa de difusión (a las aguas a 10 cm de profundidad) la duplicación de la concentración de dióxido de carbono en el agua de la superficie?

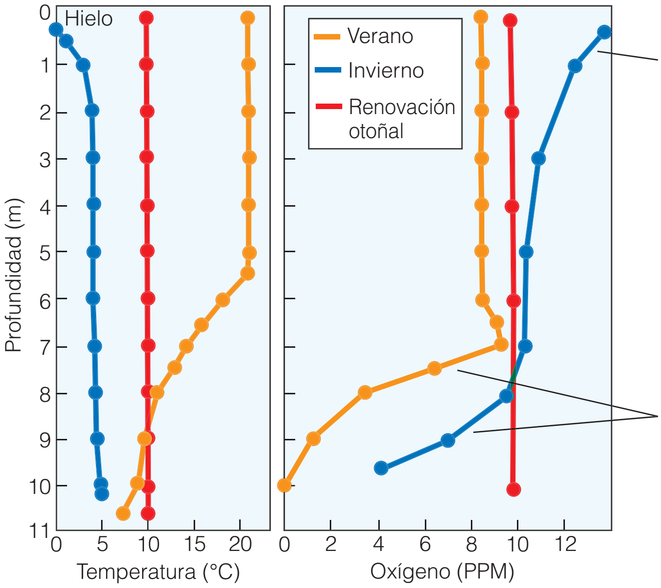
4.7 | La acidez tiene una gran influencia sobre los ambientes acuáticos

La solubilidad del dióxido de carbono es algo distinta a la del oxígeno, dado que reacciona químicamente con el agua. El agua tiene una importante capacidad para absorber el dióxido de carbono y, por lo tanto, este último abunda tanto en agua dulce como en agua salada. Tras difundirse en la superficie, el dióxido de carbono reacciona con el agua y produce el ácido carbónico (H_2CO_3).

$$CO_2 + H_2O \longleftrightarrow H_2CO_3$$

El ácido carbónico, a su vez, se disocia y forma un ión de hidrógeno y un ión de bicarbonato.

$$H_2CO_3 \longleftrightarrow HCO_3^- + H^+$$



El hielo de la superficie reduce la difusión de oxígeno desde la atmósfera hacia las aguas superficiales.

El descenso de oxígeno refleja la demanda y el consumo de los organismos descomponedores que habitan la zona del fondo.

Figura 4.7 | Estratificación de oxígeno en el lago Espejo, New Hampshire, en invierno, verano y otoño tardío. La renovación otoñal tardía da como resultado una temperatura constante y una distribución de oxígeno homogénea en la cuenca del lago. En verano, hay una pronunciada estratificación de temperatura y oxígeno. El oxígeno disminuye marcadamente en la termoclina y es inexistente en el fondo, debido al consumo de los organismos descomponedores en los sedimentos. En invierno, el oxígeno también se estratifica, pero en agua profunda existe en baja concentración. (Adaptado de Likens 1985.)

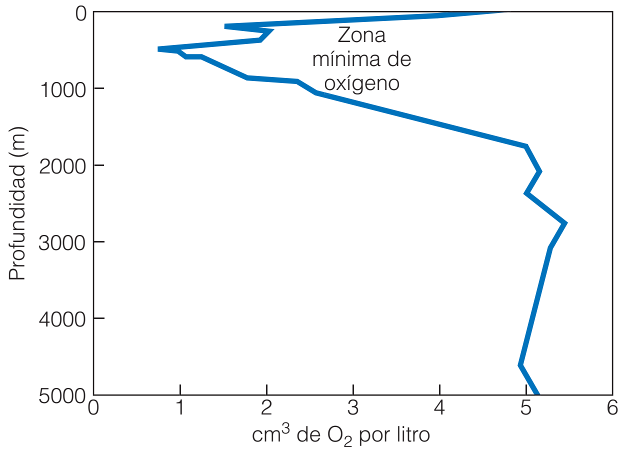


Figura 4.8 | Perfil vertical de oxígeno según la profundidad en el Océano Atlántico tropical. El contenido de oxígeno de las aguas desciende hacia una profundidad conocida como la zona de contenido mínimo en oxígeno. Se cree que el aumento de oxígeno debajo de esta zona es el resultado de la llegada de aguas frías, ricas en oxígeno, provenientes del hundimiento de aguas polares (véase el Apartado 4.8).

El bicarbonato puede, a la vez, disociarse y formar otro ión de hidrógeno y otro ión de carbonato.

$$HCO_3^- \longleftrightarrow H^+ + CO_3^{2-}$$

El sistema dióxido de carbono-ácido carbónico-bicarbonato es un sistema químico complejo que tiende a permanecer en equilibrio. (Nótese que las flechas en las ecuaciones presentadas van en ambas direcciones). Como consecuencia, si se quita CO_2 del agua, el equilibrio se rompe, y las ecuaciones que se presentaron van hacia la izquierda; luego el ácido carbónico y el bicarbonato producen más CO_2, hasta que se produce un nuevo equilibrio.

Las reacciones químicas mostradas dan como resultado la producción y absorción de iones de hidrógeno libres (H^+). La abundancia de iones de hidrógeno en una disolución es una forma de medir la **acidez** Cuanto más alto el número de iones H^+, más ácida es la disolución. Las disoluciones **alcalinas** son aquellas que tienen un gran número de OH^- (hidroxilos) y pocos iones H^+. La medición de acidez y alcalinidad es el pH, que se calcula como el logaritmo negativo (en base 10) de la concentración de iones de hidrógeno en la disolución. En agua pura, una pequeña fracción de moléculas se descompone en iones: $H_2O \longrightarrow H^+ + OH^-$, y la proporción de iones H^+ en relación con iones OH^- es 1:1. Dado que ambos aparecen en una concentración de 10^{-7} moléculas por litro, una disolución neutra tiene un pH de 7 [$-\log(10^{-7}) = 7$]. Una disolución deja de ser neutra cuando un ión aumenta y los otros disminuyen. Generalmente, se utiliza el logaritmo negativo del hidrógeno para clasificar las disoluciones como ácidas o básicas. Por lo tanto, un aumento de iones de hidrógeno de 10^{-6} moléculas por litro significa un descenso de iones OH^- a 10^{-8} moléculas por litro, y el pH de la solución es 6. La escala logarítmica negativa va del 1 al 14. Un pH mayor que 7 denota una disolución alcalina (mayor concentración OH^-), y un pH menor que 7, una disolución ácida.

Aunque el agua pura es neutra en cuanto al pH, porque la descomposición de las moléculas de agua produce igual número de iones H^+ y de iones OH^-, la presencia de CO_2 en el agua altera esta relación.

Las reacciones anteriores derivan en la producción y en la absorción de iones de hidrógeno libres (H^+). Dado que la abundancia de iones de hidrógeno en solución es una medida de la acidez, la dinámica del sistema dióxido de carbono-

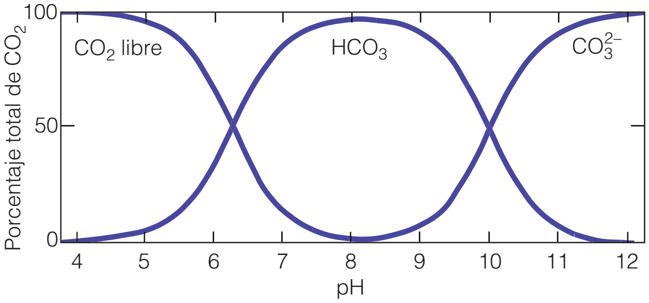


Figura 4.9 | Porcentajes teóricos del CO_2 en cada una de los tres estados del agua en relación con el pH. En valores bajos de pH (condiciones ácidas), la mayor parte del CO_2 se encuentra en su forma libre. En valores intermedios (condiciones neutras), el bicarbonato prevalece, mientras que en condiciones alcalinas, la mayor parte del CO_2 se encuentra en forma de iones carbonato.

ácido carbónico tiene una influencia directa sobre el pH de los ecosistemas acuáticos. En general, el sistema dióxido de carbono-ácido carbónico funciona como una amortiguación para mantener el pH del agua dentro de un margen estrecho. Esto se logra a través de la absorción de iones de hidrógeno en el agua cuando se hallan en exceso (lo cual produce ácido carbónico y bicarbonatos) y por medio de la producción de éstos cuando son escasos (lo cual produce carbonato e iones bicarbonato). En estado neutro (pH=7), la mayor parte del CO_2 se presenta como HCO_3^- (Figura 4.9). En estado de pH alto, se encuentra más CO_3^{2-} que en un pH bajo, donde se produce más CO_2 en estado libre. La adición o la sustracción de CO_2 modifica el pH, y un cambio en el pH modifica al CO_2.

El pH de aguas naturales varía entre el 2 y el 12. El agua que emana de las cuencas dominadas geológicamente por piedra caliza tendrá un pH más alto y será fácilmente amortiguada en comparación con el agua de las cuencas dominadas por arenisca y granito. La presencia de los iones de sodio, potasio y calcio altamente alcalinos de las aguas oceánicas conlleva a que el agua de mar sea ligeramente alcalina, oscilando entre 7,5 y 8,4.

El pH de los ambientes acuáticos es un elemento que puede ejercer una poderosa influencia en la distribución y en la abundancia de los organismos. El incremento de la acidez puede afectar a los organismos, tanto de forma directa, por su influencia en los procesos fisiológicos, como de forma indirecta, influenciando las concentraciones de metales pesados tóxicos. Los límites de tolerancia del pH varían según la especie vegetal o animal, pero la mayoría de los organismos no son capaces de sobrevivir y reproducirse en un pH menor a 4,5. Un factor que contribuye altamente a la incapacidad de los organismos acuáticos para tolerar condiciones de pH bajo son las altas concentraciones de aluminio de las aguas ácidas. El aluminio es altamente tóxico para muchas especies de vida acuática y, por lo tanto, esto genera una disminución general en la población acuática.

El aluminio es insoluble cuando el pH es neutro o básico. El aluminio insoluble se presenta en altas concentraciones en las piedras, los suelos, los ríos y los sedimentos de los lagos. En condiciones de pH normal, las concentraciones de aluminio en el agua de los lagos son muy bajas. Sin embargo, a medida que el pH baja y se vuelve más ácido, el aluminio comienza a disolverse, lo cual aumenta su concentración de la disolución.

4.8 | Los movimientos del agua dan forma a los ambientes de agua dulce y marinos

El movimiento de las aguas, las corrientes de los arroyos y las olas de una masa de agua abierta o que rompe en una costa, determina la naturaleza de muchos de los ambientes acuáticos. La velocidad de una corriente moldea la forma y la estructura de un arroyo. La forma y la inclinación de los canales de arroyo, el ancho, la profundidad y la dureza del fondo, la intensidad de las lluvias y la rapidez de los deshielos, todo esto afecta a la velocidad. Los arroyos rápidos son aquellos cuya velocidad es de 50 cm por segundo o más (véase Cuantificando la Ecología 24.1: Descarga fluvial). A esta velocidad, la corriente quitará todas las partículas menores a 5 mm de diámetro y dejará atrás un suelo pedregoso. Un alto volumen de agua incrementa la velocidad; mueve las piedras y los materiales del fondo, restriega el lecho y forma nuevos bancos y canales. A medida que la velocidad disminuye y el ancho, la profundidad y el volumen del agua aumentan, el limo y la materia orgánica en descomposición se acumula en el fondo. Por lo tanto, la forma de un arroyo cambia según la velocidad de la corriente.

El viento genera olas en lagos extensos y en el mar abierto. La resistencia del viento contra la superficie de aguas en calma hace que éstas produzcan ondulaciones. A medida que sigue soplando, el viento genera más presión sobre el lado con mayor pendiente de la ondulación y el tamaño de la ola empieza a crecer. A medida que el viento se vuelve más intenso, aparecen olas picadas y cortas de todos los tamaños, que siguen creciendo según absorben más energía. Cuando las olas alcanzan un punto en el cual la energía que el viento suministra es igual a la energía que se pierde en el rompiente, se vuelven olas con espuma en las crestas. Hasta cierto punto, cuanto más fuerte es el viento, más altas son las olas.

Las olas que rompen en una playa no están formadas por agua que llega desde mares lejanos. Cada partícula de

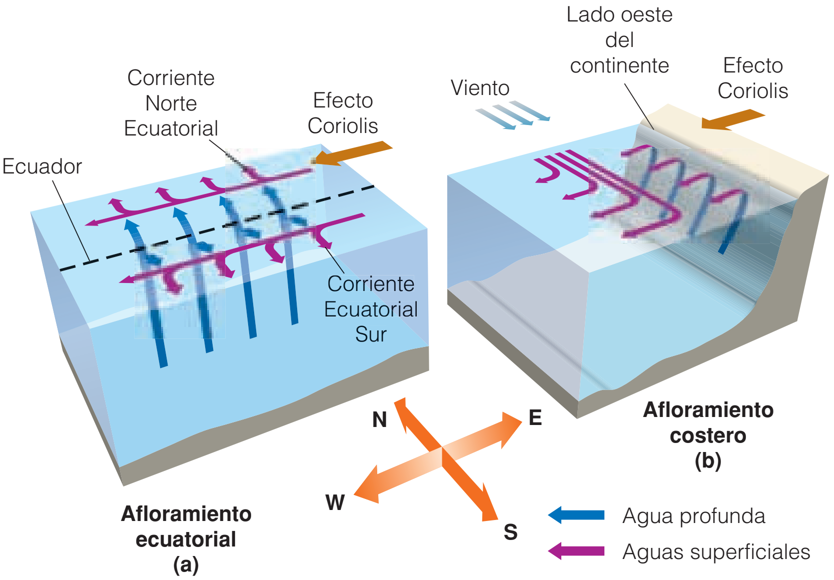


Figura 4.10 | **(a)** A lo largo del Ecuador, el efecto Coriolis actúa sobre las corrientes que fluyen en dirección al Oeste arrastrándolas de Norte a Sur (flechas continuas), lo cual deriva en un afloramiento de las aguas frías profundas hacia la superficie. **(b)** A lo largo de los márgenes del continente, el efecto Coriolis hace que el agua superficial se dirija mar adentro (flechas continuas). El movimiento de las aguas de ultramar de la superficie produce un afloramiento de aguas más frías y más profundas hacia la superficie. El ejemplo que se muestra es para el hemisferio Norte.

agua permanece en el mismo lugar durante bastante tiempo y sigue una órbita elíptica con el paso de la forma de la ola. A medida que una ola avanza, le quita energía a las olas que vienen detrás y ésta desaparece, dejando su lugar a otra ola. Los oleajes que rompen en las costas son descendientes lejanos de las olas que se generaron mar adentro.

A medida que las olas se acercan a la tierra, avanzan hacia aguas cada vez menos profundas. La altura de cada ola asciende hasta que el frente de la ola crece hasta un punto de gran inclinación y cae. A medida que las olas rompen, pierden su energía al golpear las costas rocosas, o desgastando playas arenosas en un lugar y construyendo nuevas playas en otro.

En el Capítulo 3, comentamos las formas de las corrientes oceánicas influenciadas por la dirección de los vientos dominantes y el efecto Coriolis (véase el Apartado 3.5). Sin embargo, el movimiento de las aguas oceánicas profundas es bastante diferente al de las corrientes de la superficie. Dado que las aguas profundas no están en contacto con el viento, su movimiento no puede depender de éste. Sin embargo, el movimiento de las aguas profundas deriva de los cambios que ocurren en la superficie. Como se ha dicho anteriormente, el agua de mar crece en densidad como resultado de la baja temperatura y el incremento de la salinidad. Cuando el agua de mar incrementa su densidad, se hunde. A medida que las corrientes de la superficie, altamente salinas y cálidas, de aguas tropicales se mueven hacia el Norte y hacia el Sur, éstas se enfrían (véase el mapa de las corrientes de la superficie en la Figura 3.14). A medida que estas aguas se enfrían, incrementan su densidad y se hunden. Estas aguas frías y densas contienen altas concentraciones de oxígeno por haberse originado en la superficie. A medida que se hunden, comienza su recorrido de vuelta hacia los trópicos y forman corrientes de aguas profundas. Cuando estas corrientes de aguas profundas se unen en las aguas ecuatoriales del océano, forman una región de afloramiento donde las aguas profundas suben a la superficie y cierran el recorrido de la circulación oceánica (Figura 4.10a).

En las regiones costeras, los vientos que soplan paralelamente a las costas hacen que las aguas superficiales se alejen de éstas. El agua que emerge desde la profundidad reemplaza la superficial y crea un recorrido de afloramiento (Figura 4.10b).

4.9 | Las mareas dominan el ambiente marino costero

Las mareas ejercen una gran influencia en el ritmo de vida de las costas oceánicas. Las mareas cambian de rumbo por la fuerza gravitacional del Sol y de la Luna. Cada una genera dos aumentos en las aguas oceánicas. Los dos generados por la Luna ocurren al mismo tiempo en lados opuestos de la Tierra sobre una línea imaginaria que va desde la Luna hasta el centro de la Tierra (Figura 4.11). El aumento de la marea del lado de la Luna se debe a la atracción gravitacional; el aumento en el lado opuesto ocurre porque ahí la fuerza gravitacional es menor a la del centro de la Tierra. A medida que la Tierra gira hacia el Este sobre su eje, las mareas avanzan hacia el Oeste. Por lo tanto, al finalizar la rotación diaria, la Tierra atravesará por dos aumentos de mareas lunares, o mareas altas y dos de los bajos, o mareas bajas, en ángulos rectos (90º de diferencia de longitud) a las mareas altas. Debido a que la fuerza gravitacional del Sol es menor que el de la Luna, las mareas solares están enmascaradas por las mareas lunares con excepción de dos veces

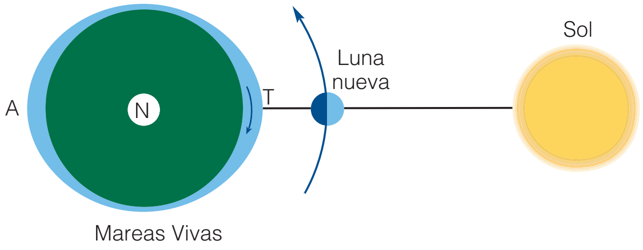


Figura 4.11 | Las mareas se producen por la fuerza gravitacional de la Luna y la Tierra. La fuerza centrífuga aplicada a un kilogramo de masa es de 3,38 mg. Esta fuerza centrífuga en la Tierra que rota se equilibra por la fuerza de gravedad, excepto en los puntos (el movimiento) de la superficie terrestre que se ubican en línea directa con la Luna. Por lo tanto, la fuerza centrífuga en el punto N, el centro de la Tierra en rotación, es 3,38 mg. El punto T de la Tierra se encuentra exactamente alineado con la Luna. En este punto, la fuerza gravitacional de la Luna es de 3,49 mg, una diferencia de 0,11 mg. Al ser la fuerza gravitacional de la Luna mayor que la fuerza centrífuga en T, la fuerza se aleja de la Tierra y provoca un aumento mareal. En el punto A del lado opuesto de la Tierra desde T, la fuerza gravitacional de la Luna es de 3,27 mg, 0,11 mg menos que la de la fuerza centrífuga en N. Esta diferencia provoca un aumento mareal en el lado opuesto de la Tierra.

por mes: cuando hay Luna llena y cuando la Luna es nueva. En esos momentos, la Tierra, la Luna y el Sol están casi alineados, y las fuerzas gravitacionales del Sol y de la Luna son aditivas. Esta combinación hace que las mareas altas de esos períodos sean excepcionalmente grandes, de subidas y bajadas máximas. Estas son las mareas vivas quincenales. Cuando la Luna se encuentra en alguno de los cuartos, su fuerza está en ángulo recto con el empuje del Sol, y las dos fuerzas interfieren. En ese momento, las diferencias entre las mareas altas y las bajas son excepcionalmente pequeñas. Estas son las mareas muertas. Las mareas no son totalmente regulares ni siempre son iguales en toda la Tierra. Varían cada día en el mismo lugar y siguen el creciente y el menguante de la Luna. Pueden actuar de manera diferente en varias zonas dentro de la misma área general. En el Atlántico, las mareas semidiarias son lo habitual. En el Golfo de México y en las Aleutinas de Alaska, las mareas altas y bajas alternas se anulan casi mutuamente, y la pleamar y la bajamar se siguen una a otra en intervalos de 24 horas para producir una marea diaria. Los cruces de mareas en los cuales las mareas sucesivas o bajas tienen alturas considerablemente diferentes a lo largo del ciclo son muy comunes en el Océano Pacífico y en el Índico. Estas mareas son combinaciones de mareas diarias y semidiarias en las cuales una prácticamente anula a la otra.

Las mareas locales a lo largo del mundo son irregulares por varios motivos. Estas razones incluyen las variaciones de la fuerza gravitacional del la Luna y el Sol por la órbita elíptica de la Tierra, el ángulo de la Luna en relación al eje de la Tierra, los vientos de ultramar y costeros, la profundidad del agua, la forma de la costa y la acción de las olas.

El área situada entre las líneas de la marea alta y la marea baja, conocida como la zona intermareal, es un ambiente donde se registran extremos. La **zona intermareal** sufre cambios espectaculares en las condiciones del medio con inundaciones diarias y bajadas de la marea. A medida que la marea retrocede, las capas más altas donde hay vida quedan expuestas al aire, a grandes oscilaciones de temperatura, a radiación solar intensa y a la desecación, por un período considerable, mientras que las zonas más bajas de la zona de mareas pueden estar expuestas solamente durante un corto tiempo antes de que la marea las cubra de nuevo. Las temperaturas de la zona intermareal pueden ascender a 38 °C cuando se exponen directamente a la luz solar y pueden bajar a 10 °C en unas pocas horas cuando el terreno está cubierto por agua.

Los organismos que habitan dentro de la arena y el barro no sufren las mismas oscilaciones violentas de las temperaturas como los que viven en las zonas costeras rocosas. A pesar de que al mediodía la temperatura de la superficie de la arena puede ser de 10 °C o más alta que la del agua de mar que vuelve, la temperatura que se encuentra a pocos centímetros por debajo de la arena permanece casi constante durante todo el año.

4.10 | La zona de transición entre los ambientes de agua dulce y los de agua salada presentan constricciones únicas

El agua de los arroyos y los ríos finalmente desemboca en el mar. El lugar donde esta agua dulce se une y se mezcla con el agua salada se denomina estuario (véase el Capítulo 24). Las temperaturas de los estuarios varían considerablemente, a lo largo del día y según la estación. El Sol y las corrientes entrantes y las de las mareas calientan el agua. Las mareas altas de las marismas pueden calentar o enfriar el agua según la estación. Las capas superiores del agua estuarina pueden ser mas frías en invierno y mas cálidas en verano que el fondo del mar, un factor que, al igual que en un lago, produce una renovación de primavera y de otoño.

En el ambiente estuarino, donde el agua dulce se une al mar, la interacción del agua dulce entrante y el agua salada de la marea influencia la salinidad del ambiente estuarino. La salinidad varía vertical y horizontalmente, a menudo dentro de un ciclo de marea (Figura 4.12.). La salinidad puede ser la misma desde la superficie hasta el fondo o puede estratificarse completamente, con una capa de agua dulce en la superficie y una capa de agua densa y salada en el fondo. La salinidad es homogénea cuando las corrientes son los suficientemente fuertes para mezclar el agua de la

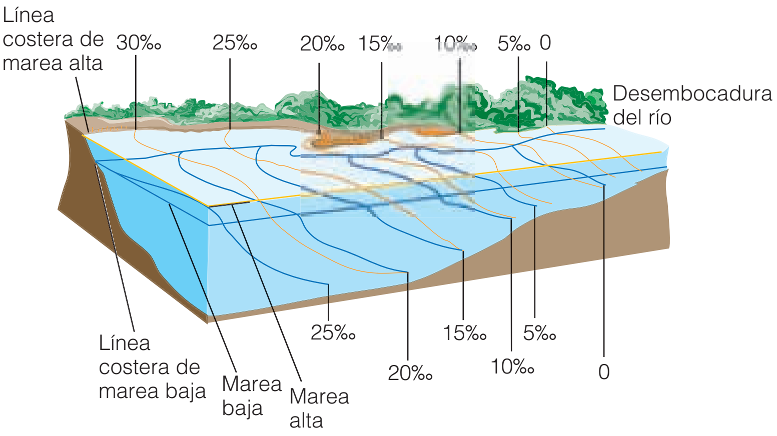


Figura 4.12 | La estratificación vertical y horizontal de la salinidad (unidades prácticas de salinidad, véase el Apartado 4.5) desde la desembocadura del río hasta el estuario, tanto con marea alta (líneas marrones) como con marea baja (líneas azules). En marea alta, el agua de mar entrante aumenta la salinidad a medida que se acerca a hacia la desembocadura. Con marea baja, la salinidad se reduce. Obsérvese cómo aumenta la salinidad según la profundidad, porque el agua dulce más liviana corre por sobre el agua salada más densa.

superficie con la del fondo. La salinidad de algunos estuarios es homogénea en las mareas bajas, pero en una marea alta, la capa superficial de agua salada se mueve más rápido que el agua del fondo. Por lo tanto, la salinidad es inestable y la densidad se invierte. El agua de mar de la superficie tiende a hundirse a medida que el agua dulce más liviana asciende, y la unión se produce desde la superficie hasta el fondo. Este fenómeno se conoce como unión intermareal. Los vientos fuertes también tienden a mezclar el agua salada con el agua dulce en algunos estuarios, pero cuando los vientos se aplacan, el agua de río fluye hacia el mar en superficie, formando una capa poco profunda y se mezcla con la sal de manera más gradual.

Horizontalmente, la menor cantidad de agua salada está en la desembocadura del río y la mayor parte del agua salada está en el mar (véase la Figura 4.12). Las corrientes entrantes y salientes desvían esta configuración. En todos los estuarios del hemisferio Norte, el agua dulce que fluye hacia fuera y el agua salada que fluye hacia adentro se desvían hacia la derecha (relativo al eje de la corriente del agua desde el río hasta el océano) por la rotación de la Tierra. Como resultado de esto, la salinidad es mayor en la parte izquierda; la concentración de los iones de metales que transporta el río varía según la desembocadura, y la salinidad y la química de los estuarios difiere. La porción de las sales disueltas en las aguas estuarinas continua siendo casi la misma que la de las aguas marinas, pero la concentración oscila en un gradiente de aguas dulces al mar. Para sobrevivir en los estuarios, los organismos acuáticos deben tener adaptaciones fisiológicas o de comportamiento evolucionadas a los cambios de salinidad. Muchas especies oceánicas de peces son capaces de moverse hacia dentro durante los períodos en los cuales las corrientes de aguas dulces de los ríos son bajas y la salinidad de los estuarios aumenta. Por el contrario, los peces de aguas dulces se trasladan al ambiente estuarino durante períodos en los que los niveles de salinidad disminuyen. Debido a las condiciones estresantes que los organismos deben enfrentar en las zonas de estuarios, generalmente hay poca diversidad de organismos a pesar de la alta productividad encontrada en estos ambientes (véase el Capítulo 24).

Resumen

El Ciclo del Agua (4.1)

El agua sigue un ciclo que va desde el aire hasta la Tierra y vuelve a la atmósfera. Se mueve a través de las formaciones de nubes en la atmósfera, las precipitaciones, el contacto con el suelo y la filtración. Finalmente, llega hasta las aguas del suelo, los manantiales, los arroyos y los lagos, desde donde se evapora, y el agua regresa a la atmósfera en forma de nubes. Los distintos ambientes acuáticos están unidos, directa o indirectamente, por el ciclo del agua.

Dentro del ciclo del agua, el océano es el mayor reservorio y contiene más del 97 por ciento del total del volumen de agua de la Tierra. En contraste, la atmósfera es uno de los reservorios más pequeños, pero tiene un tiempo de renovación muy rápido.

Propiedades del agua (4.2)

El agua tiene una estructura molecular única. El lado de la molécula de agua en la cual se ubican los átomos de hidrógeno tiene una carga positiva, y el lado opuesto, donde se ubican los átomos de oxígeno, tiene una carga negativa que, por lo tanto, polariza la molécula de agua. Por su polaridad, las moléculas de agua se unen con moléculas de agua vecinas para producir una estructura entramada con propiedades únicas.

Dependiendo de su temperatura, el agua puede estar en forma líquida, sólida o gaseosa. Absorbe o libera cantidades considerables de calor con un pequeño aumento o una pequeña baja de la temperatura. El agua tiene una alta viscosidad que afecta su corriente. Demuestra una tensión alta en la superficie, producida por una atracción entre las moléculas de agua que es más fuerte que el aire de la superficie. Si un cuerpo se sumerge en el agua y su peso es menor al del agua, se desplaza y está sujeto a la fuerza hacia arriba de la flotabilidad. Estas propiedades son importantes ecológica y biológicamente.

Luz (4.3)

Tanto la cantidad como la calidad de la luz cambian según la profundidad del agua. En agua pura, la luz roja y la infrarroja se absorben primero; luego la amarilla, la verde y la violeta; la azul es la que más profundidad alcanza.

La temperatura en ambientes acuáticos (4.4)

Los lagos y las lagunas sufren cambios estacionales de temperatura. En verano, hay un marcado gradiente de temperatura, que deriva en una separación física entre las aguas cálidas de la superficie y las aguas frías bajo las termoclinas. Cuando el agua de la superficie se enfría durante el otoño, la temperatura se vuelve uniforme a lo largo de la cuenca y el agua circula por todo el lago. Una mezcla similar ocurre durante la primavera cuando el agua se vuelve cálida. En los océanos y algunos lagos profundos, las termoclinas solamente descienden durante los períodos de renovación, pero no desaparecen.

La temperatura en el curso del agua es variable; se enfría y se calienta según la estación. En el arroyo o en el río, las temperaturas varían según la profundidad, la cantidad de sombra y la exposición a la luz.

El agua como solvente (4.5)

El agua es un disolvente excelente que tiene la capacidad de disolver más sustancias que cualquier otro líquido. Las propiedades solventes del agua son las responsables de la mayoría de los minerales que se encuentran en los ambientes acuáticos. El agua de la mayoría de los ríos y lagos contienen una concentración relativamente baja de minerales disueltos, determinados en su mayoría por el lecho de rocas sobre el cual el agua fluye. En contraste, los océanos tienen una concentración de solutos mucho mayor. El flujo de agua dulce que entra en el océano se suma continuamente al contenido de solutos del agua, a medida que el agua pura se evapora desde la superficie hacia la atmósfera.

La solubilidad del cloruro de sodio es muy alta, y junto con el cloro forma casi el 86 por ciento de la sal del mar. La concentración de cloro se utiliza con un índice de salinidad. La salinidad se expresa en unidades prácticas de salinidad o UPS (representada por ‰), medida como gramos de cloro por kilogramo de agua.

Oxígeno (4.6)

El oxígeno entra en las aguas superficiales desde la atmósfera mediante el proceso de difusión. La cantidad de oxígeno que el agua puede soportar depende de la temperatura, la presión y la salinidad. En los lagos, el oxígeno absorbido por el agua se mezcla con el agua más profunda debido a las turbulencias. Durante el verano, es posible que el oxígeno se vuelva estratificado y disminuye según la profundidad por la descomposición de los sedimentos del fondo. Durante la renovación de primavera y de otoño, el oxígeno se reabastece en las aguas profundas. El constante arremolinamiento del agua corriente le da un mayor contacto con la atmósfera y así conserva un contenido de oxígeno alto.

Acidez (4.7)

La unidad de medida de la acidez es el pH, el logaritmo negativo de la concentración de los iones de hidrógeno de la solución. En los ambientes acuáticos, existe una relación cercana entre la difusión del dióxido de carbono en las aguas superficiales y el grado de acidez y alcalinidad. La acidez influye sobre la disponibilidad de los nutrientes y limita el ambiente de los organismos sensibles a entornos ácidos.

Movimiento del agua (4.8)

Tanto las corrientes en los arroyos y los ríos como las olas en el mar abierto y rompientes en las costas del océano determinan la naturaleza de muchos ambientes acuáticos y marinos. La velocidad de las corrientes da forma al ambiente de las aguas corrientes. Las olas golpean contra las costas rocosas y desgastan y reconstruyen playas arenosas. El movimiento del agua en las corrientes superficiales del océano tiene un efecto en los patrones de circulación de las aguas profundas. Mientras las corrientes ecuatoriales se mueven hacia el Norte, las aguas profundas se mueven hacia la superficie y forman regiones de afloramiento. En las regiones costeras, los vientos que soplan paralelos a la costa crean un patrón de afloramiento costero.

Mareas (4.9)

Las mareas crecientes y decrecientes dan forma al ambiente e influyen en el ritmo de vida de la zona costera intermareal.

Estuarios (4.10)

El agua de todos los arroyos y ríos finalmente desembocan en el mar. El lugar donde estas aguas dulces se unen y se mezclan con la sal se denomina estuario. Las temperaturas de los estuarios varían considerablemente, diariamente y según la estación. La interacción de los flujos entrantes de aguas dulces y las aguas saladas mareales influyen en la salinidad del ambiente estuarino. La salinidad cambia vertical y horizontalmente, en general dentro de un ciclo mareal.

Preguntas de estudio

1. Dibuje un diagrama sencillo y describa el ciclo del agua.

2. ¿De qué manera la estructura física del agua influencia su capacidad para absorber y liberar energía calórica?

3. ¿Qué propiedad del agua permite a los organismos acuáticos vivir con menos estructuras de apoyo (tejidos) que los organismos terrestres?

4. ¿Qué destino tiene la luz visible en el agua?

5. ¿Qué es una termoclina? ¿Qué causa el desarrollo de la termoclina?

6. Explique por qué la estratificación de la temperatura y el oxígeno ocurre en lagunas y lagos profundos.

7. ¿Qué efecto tiene en el pH el aumento de la concentración de dióxido de carbono en el agua?

8. ¿La concentración de qué elemento se utiliza para definir la salinidad del agua?

9. ¿Cuál es la causa del afloramiento del agua fría y profunda de la zona ecuatorial de los océanos?

10. ¿Qué provoca las mareas?

Bibliografía adicional

Garrison, T. 2001. *Oceanography: An invitation to marine science*. Belmont, CA: Brooks-Cole.

Un texto introductorio escrito con claridad y con excelentes ilustraciones para aquellos que están interesados en saber más sobre este tema.

Hutchinson, G. E. 1957-1967. *A treatise on limnology. Vol.1, Geography, physics and chemistry*. Nueva York: Wiley.

Una referencia clásica.

Hynes, H. B. N. 2001. *The ecology of running waters*. Caldwell, NJ: Blackburn Press.

Reimpresión de un trabajo clásico y valioso: una gran referencia que sigue siendo influyente.

McLusky, D. S. 1989. *The estuarine ecosystem, 2nd ed.* New York: Chapman & Hall.

Describe claramente la estructura y la función del ecosistema estuarino.

Nybakken, J. W. 2005. *Marine biology: An ecological approach. 6th ed.* San Francisco: Benjamin Cummings.

Los Capítulos 1 y 6 brindan una introducción al ambiente físico de los océanos.

Capítulo 5 | Ambiente terrestre

5.1 La vida terrestre impone constricciones únicas
5.2 La cubierta vegetal afecta a la distribución vertical de la luz
5.3 El suelo es el cimiento del que depende la vida terrestre
5.4 La formación de suelos comienza con la meteorización
5.5 En la formación de suelos participan cinco factores interrelacionados
5.6 El suelo presenta determinadas características físicas únicas
5.7 El suelo presenta capas horizontales u horizontes
5.8 La capacidad de retención de humedad es una característica esencial del suelo
5.9 La capacidad de intercambio iónico es importante para la fertilidad del suelo
5.10 Los procesos básicos de formación de suelo producen diferentes suelos

En la introducción a los ambientes acuáticos del capítulo anterior predominó el debate sobre las propiedades físicas y químicas del agua, características tales como la profundidad, la velocidad de flujo y la salinidad. Cuando se piensa en el término *ambiente terrestre*, sin embargo, no son las características físicas y químicas de un lugar las que vienen primero a la mente. Lo que más probablemente se visualice sea la vegetación: las altas y espesas selvas tropicales, los colores cambiantes del otoño en un bosque templado o la amplia extensión de hierba que caracteriza a las praderas. La vida animal depende de la vegetación de una región para que le suministre los recursos esenciales de alimento y abrigo y, como tal, la estructura y composición de la vida vegetal imponen constricciones sobre la distribución y abundancia de la vida animal. No obstante, al igual que el caso de los medios acuáticos, son las características físicas y químicas de un ambiente terrestre las que determinan las constricciones sobre la vida. La vida vegetal es un reflejo del clima y el suelo (como analizaremos en el Capítulo 6) y, sin perjuicio de si resulta la más adecuada para suministrar los recursos esenciales, las condiciones físicas de una región también imponen constricciones primarias sobre la vida animal (Capítulo 7).

En este capítulo examinaremos las características principales del ambiente terrestre que influyen de forma directa en la vida sobre la tierra. La vida surgió del agua para colonizar la tierra hace más de mil millones de años. La transición al ambiente terrestre presentó un conjunto único de problemas para los organismos ya adaptados a un ambiente acuático. A fin de comprender las «constricciones de adaptación» impuestas por el ambiente terrestre, es necesario considerar en primer lugar las diferencias físicas entre los ambientes terrestres y acuáticos, así como los problemas que estas diferencias ocasionan a los organismos que realizan la transición del agua a la tierra.

5.1 | La vida terrestre impone constricciones únicas

La transición de la vida acuática a la terrestre trajo consigo una serie de constricciones. Probablemente la más importante es la desecación. Las células vivas, tanto animales como vegetales, contienen entre un 75 y un 95 por ciento de agua. Salvo que el aire esté saturado de humedad (véase el Apartado 3.6), el agua se evapora de la superficie de las células como resultado del proceso de difusión. El agua que se pierde en el aire es agua que debe reponerse si la célula desea mantenerse hidratada y continuar funcionando. El mantenimiento de este **equilibrio hídrico** entre los organismos y el ambiente que los rodea ha sido una influencia importante en la evolución de la vida en la tierra. Por ejemplo, cuando las plantas se adaptan al ambiente terrestre, desarrollan células altamente especializadas con diferentes funciones. Las partes aéreas de la mayoría de las plantas, como los tallos y las hojas, se encuentran recubiertas por cutículas enceradas que evitan la pérdida de agua. Si bien se reduce la pérdida de agua, la superficie encerada también impide el intercambio gaseoso (dióxido de carbono y oxígeno). En consecuencia, las plantas terrestres han desarrollado poros en la superficie de la hoja (estoma; véase el Capítulo 6) que permiten la difusión de gases del aire al interior de la hoja.

Con el fin de no deshidratarse, el organismo debe reponer el agua que ha perdido en el aire. Los animales terrestres cuentan con la capacidad de adquirir agua al beber y alimentarse. En el caso de las plantas, sin embargo, el proceso es pasivo. A comienzos de su evolución, las plantas terrestres desarrollaron tejidos vasculares que consistían en células unidas por tubos que transportaban agua y nutrientes por el cuerpo de la planta. El tema del equilibrio hídrico y la variedad de las adaptaciones que las plantas y los animales han desarrollado para resolver los problemas de la pérdida de agua se analizarán en los Capítulos 6 y 7.

La desecación no es la única constricción impuesta por la transición del agua a la tierra. Debido a que el aire es menos denso que el agua, resulta una carga mucho menor (resistencia por fricción) para el movimiento de los organismos, aunque aumenta enormemente la limitación impuesta por la fuerza de la gravedad. La fuerza vertical que ejerce la flotabilidad debido al desplazamiento del agua ayuda a los organismos de ambientes acuáticos a superar las constricciones impuestas por la gravedad (véase el Apartado 4.2). Por el contrario, la necesidad de permanecer erguido en contra de la fuerza de gravedad en el ambiente terrestre conduce a una importante dedicación de recursos para materiales estructurales tales como el esqueleto (en el caso de los animales) o la celulosa (en el caso de la plantas). El sargazo gigante (*Macrocystis pyrifera*) que habita las aguas de la costa californiana constituye un excelente ejemplo. Se desarrolla en densos grupos llamados bosques de sargazos. Anclados en los sedimentos del fondo, los sargazos pueden alcanzar alturas de hasta 30 m o más hacia la superficie. Los sargazos se mantienen a flote gracias a las vejigas llenas de gas que se adhieren a cada una de las hojas, aunque, cuando se extraen estas plantas del agua, caen en forma de masa. Al carecer de tejidos de sostén reforzados por celulosa y lignina, el sargazo no puede sostener su propio peso ante la fuerza de gravedad. Por el contrario, un árbol de igual altura que se desarrolla en el bosque costero de California (Figura 5.1) debe dedicar más del 80 por ciento de su masa total a los tejidos de sostén y conducción en el tronco, ramas, hojas y raíces.

Otra característica del ambiente terrestre es el alto grado de variabilidad, tanto en tiempo como en espacio. Las variaciones térmicas en la tierra (aire) son mucho mayores que las del agua. El elevado calor específico del agua (véase el Apartado 4.2) evita que se produzcan fluctuaciones diarias y estacionales amplias en la temperatura de los hábitat acuáticos, que, de hecho, son una de las características de las temperaturas del aire (véase el Capítulo 3). Del mismo modo, el período y la cantidad de precipitaciones que recibe un lugar limitan la disponibilidad de agua en las plantas y animales terrestres y su capacidad para mantener el equilibrio hídrico. Estas fluctuaciones en la temperatura y la humedad ejercen, por un lado, un efecto de corto plazo en los procesos metabólicos y, por el otro, una influencia de largo plazo en la evolución y distribución de las plantas y animales terrestres (véanse los Capítulos 6 y 7). En última instancia, es la variación geográfica del clima la que domina la distribución a gran escala de las plantas y, por ende, la

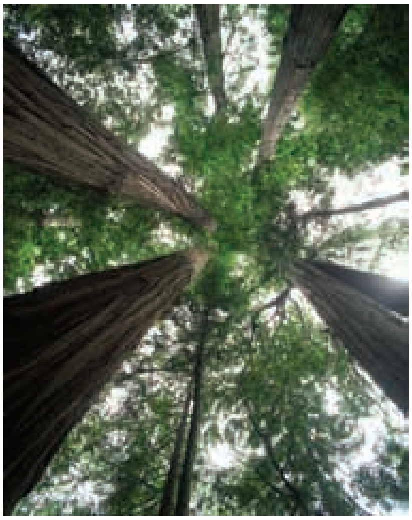


Figura 5.1 | Una secuoya roja (*Sequoia sempervirens*) debe dedicar más del 80 por ciento de su biomasa a los tejidos de sostén y conducción por el efecto de las fuerzas gravitacionales.

naturaleza de los ecosistemas terrestres (Véanse la Figura 3.1 y el Capítulo 23).

5.2 | La cubierta vegetal afecta a la distribución vertical de la luz

A diferencia de los ambientes acuáticos, donde la absorción de la radiación solar por el agua produce un gradiente vertical de luz distinto, el factor predominante que influye en el gradiente vertical de luz de los ambientes terrestres es la absorción y reflejo de la radiación solar por parte de las plantas. Se observa una disminución de la luz cuando uno entra en un bosque en verano (Figura 5.2a). Se notaría un efecto similar si se examinara la última capa de una pradera o un campo abandonado (Figura 5.2b). La cantidad de luz que logra penetrar la bóveda vegetal y alcanzar el suelo varía según la cantidad y orientación de las hojas.

La cantidad de luz a determinada profundidad de la bóveda se regula en función del número de hojas que se encuentran en la parte superior. A medida que se desciende por la bóveda, la cantidad de hojas en la parte superior aumenta, por lo que disminuye la cantidad de luz. No obstante, debido a que las hojas varían en tamaño y forma, el número de hojas no resulta la medida más adecuada para indicar la cantidad.

La cantidad de hojas, o densidad del follaje, en general se expresa en términos de la superficie foliar. Dado que la mayor parte de las hojas son planas, la superficie foliar es la superficie de uno o ambos lados de la hoja. En el caso de que las hojas no sean planas, en ocasiones, se mide la superficie total. Con el fin de cuantificar los cambios en la luz que se producen ante el aumento en la superficie foliar, es necesario definir la superficie foliar por unidad de superficie de suelo (m^2 de superficie foliar/m^2 de superficie de suelo). Esta medida es el **índice de superficie foliar (ISF)** (Figura 5.3). Un índice de superficie foliar de 3 (ISF = 3) indicaría que hay 3 m^2 de superficie foliar por cada m^2 de suelo.

Cuanto más elevado sea el índice de superficie foliar en un área, menor será la cantidad de luz que alcance dicha superficie. A medida que uno desciende de la parte superior de la bóveda al suelo de un bosque, la superficie foliar y el ISF acumulados se incrementan, mientras que la luz disminuye de forma correspondiente. La relación general entre la luz disponible y el índice de superficie foliar se describe mediante la ley de Beer (véase Cuantificando la ecología 5.1: Ley de Beer y atenuación de la luz).

Además de la cantidad de hojas, la orientación de las mismas en la planta influye en la atenuación de luz en la bóveda. El ángulo al que se orienta una hoja en relación con el Sol afecta la cantidad de luz que absorbe. Si una hoja perpendicular al Sol absorbe 1,0 unidad de energía de luz (por unidad de superficie foliar/tiempo), esa misma hoja a un ángulo de 60 grados respecto del Sol absorberá sólo 0,5 unidades, debi-

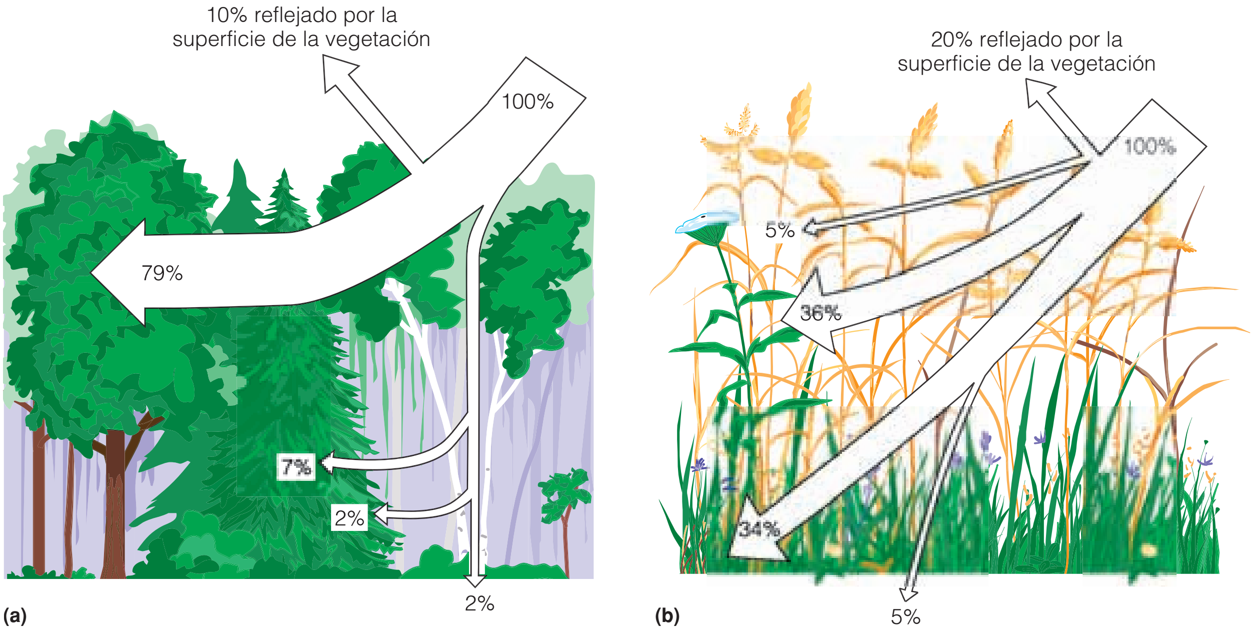

10% reflejado por la superficie de la vegetación
100%
79%
7%
2%
2%
(a)
20% reflejado por la superficie de la vegetación
100%
5%
36%
34%
5%
(b)

Figura 5.2 | La absorción y reflejo de la luz en la bóveda vegetal. **(a)** Un bosque mixto de coníferas y caducifolios refleja alrededor del 10 por ciento de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) de la parte superior y absorbe la mayor parte del resto en la copa. **(b)** Una pradera refleja el 20 por ciento de la radiación fotosintéticamente activa en la superficie superior. Las zonas intermedias y bajas, en donde las hojas presentan una mayor densidad, absorben el resto. Sólo entre el 2 y 5 por ciento de la PAR alcanza el suelo. (Adaptado de Larcher 1980.)

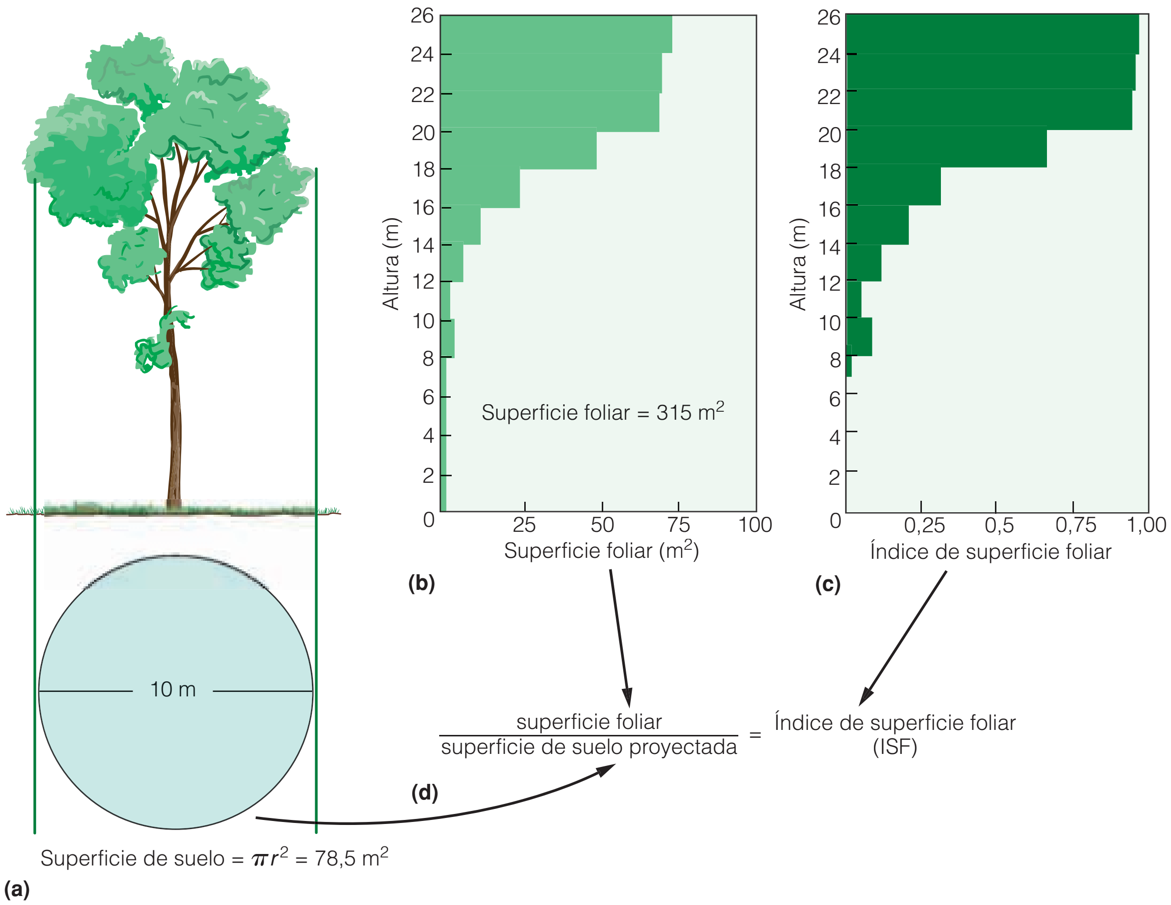
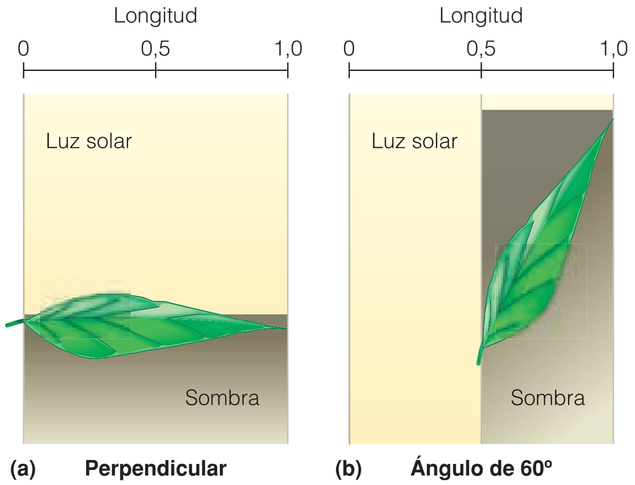

26
24
22
20
18
16
14
12
10
8
6
4
2
0
Altura (m)
Superficie foliar = 315 m²
25
50
75
100
Superficie foliar (m²)
(b)
Altura (m)
0,25
0,5
0,75
1,00
Índice de superficie foliar
(c)
10 m
superficie foliar / superficie de suelo proyectada = Índice de superficie foliar (ISF)
(d)
Superficie de suelo = πr² = 78,5 m²
(a)

Figura 5.3 | El concepto de índice de superficie foliar (ISF). **(a)** Un árbol con una copa de 10 m de ancho proyecta un círculo del mismo tamaño en el suelo. **(b)** La densidad foliar (superficie foliar) en las diferentes alturas por encima del suelo. **(c)** El aporte de las capas de la copa en relación del índice foliar. **(d)** Cálculo del ISF. La superficie foliar total es de 315 m². La superficie de suelo proyectada es de 78,5 m². El ISF es de 4.

do a que la misma superficie foliar produce sólo la mitad de la superficie proyectada y, por lo tanto, intercepta sólo la mitad de la energía de luz (Figura 5.4). Así, el ángulo foliar influye en la distribución vertical de la luz en la bóveda, así como en la cantidad total de luz que se absorbe y se refleja. El ángulo frente al Sol, no obstante, varía geográfica (véase el Apartado 3.1) y temporalmente en cada lugar (en el transcurso del día y de forma estacional), dando como resultado que los diferentes ángulos foliares presenten mayor eficiencia en la intercepción de la luz en distintos lugares y épocas. Por ejemplo, en los ambientes de latitud alta, en donde los ángulos solares son reducidos (véase la Figura 3.5), las bóvedas que presentan hojas que se despliegan en ángulo son más eficientes para absorber la luz. Asimismo, las hojas que se disponen en ángulo, en lugar de estar perpendiculares al Sol, son frecuentes en los ambientes tropicales áridos, en los cuales las hojas anguladas sirven para reducir la intercepción de la luz durante el mediodía, cuando las temperaturas y la demanda de agua se encuentran en su punto más alto.

Si bien la luz decrece a medida que se desciende por la bóveda vegetal, parte de la luz solar directa penetra por los claros de las copas y alcanza el suelo como rayos solares, lo que explica entre el 70 y 80 por ciento de la energía solar que alcanza el suelo en los ambientes forestales (Figura 5.5).

En varios ambientes los cambios estacionales influyen de forma importante en la superficie foliar. Por ejemplo, en las regiones templadas del mundo, muchas especies de árboles de bosque son caducifolias, es decir, mudan de hojas durante los meses invernales. En estos casos, la cantidad de luz que penetra la bóveda de un bosque varía según la estación (Figura 5.6). A comienzos de la primavera en las regiones templadas, cuando las hojas empiezan a expandirse, entre el 20 y 50 por ciento de la luz llega al suelo del bosque. En otras regiones caracterizadas por tener estaciones húmedas y secas separadas (véase el Capítulo 3), se observa un patrón similar de mayor disponibilidad de luz en el nivel del suelo durante la estación seca.



(a) **Perpendicular** **(b)** **Ángulo de 60°**

Figura 5.4 | La influencia de la orientación foliar (ángulo) en la intercepción de la luz. Si una hoja perpendicular a la fuente de luz **(a)** intercepta 1,0 unidad de energía lumínica, esa misma hoja a un ángulo de 60° en relación con la fuente de luz sólo interceptará 0,5 unidades. **(b)** La disminución en la energía lumínica interceptada se produce como resultado de la hoja angulada que proyecta una menor superficie respecto de la fuente de luz.

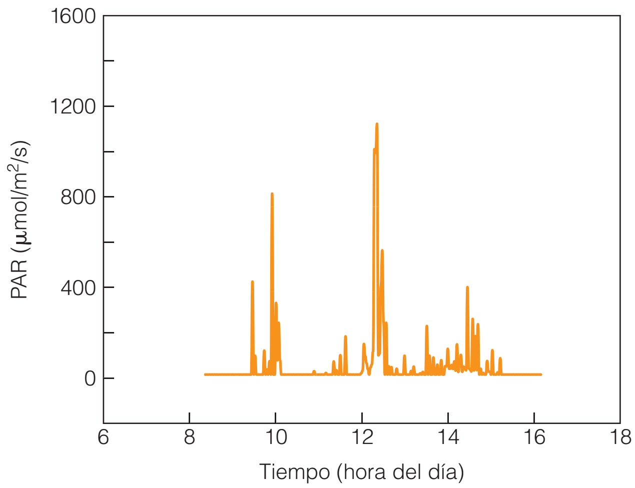


Figura 5.5 | Modificaciones en la disponibilidad de luz (radiación fotosintéticamente activa o PAR) en el nivel del suelo de un bosque de secuoyas rojas en el Norte de California a lo largo de un día. Los pinchos surgen como resultado de los rayos solares en un ambiente que, de otro modo, presentaría una reducida iluminación (promedio de PAR de 30 µmol/m²/s). La duración media de los rayos solares en este día fue de 2 segundos. (Adaptado de Pfitsch y Pearcy 1989.)

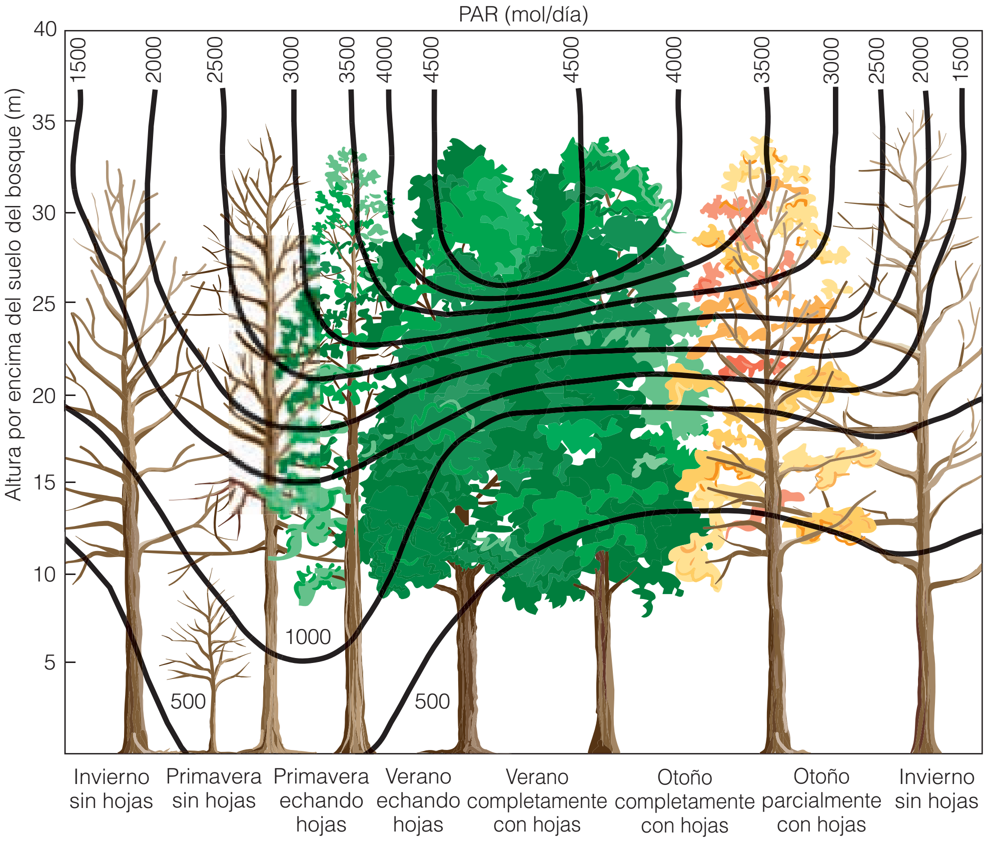


Figura 5.6 | Niveles de radiación fotosintéticamente activa (PAR) en un bosque de tuliperos de Virginia (*Liriodendron tulipifera*) en un año. Las líneas (isópletas) definen el gradiente de PAR. La intensidad de radiación solar más elevada se produce en verano, aunque la bóveda intercepta la mayor parte de la PAR, por lo que poca alcanza el suelo del bosque. Los valores de la PAR más elevados alcanzan el suelo del bosque en primavera, cuando los árboles aún no tienen hojas. El bosque recibe la PAR más reducida durante el invierno, dado que la elevación solar disminuye y los días son más cortos. En consecuencia, la cantidad de PAR que alcanza el suelo del bosque apenas supera la de mediados de verano. (Adaptado de Hutchinson y Matt 1977.)

Cuantificando la ecología 5.1 | *Ley de Beer y atenuación de la luz*

Como resultado de la absorción y reflejo de la luz por las hojas, existe un gradiente vertical de disponibilidad de luz desde la parte superior de una bóveda vegetal al suelo. Cuanto más extensa es la superficie foliar, menor cantidad de luz penetrará la bóveda y llegará al suelo. La reducción o atenuación vertical de la luz en determinado grupo de plantas puede calcularse mediante la ley de Beer, que describe la atenuación de luz a través de un medio homogéneo. El medio en este caso es la bóveda de hojas. La ley de Beer puede aplicarse al problema de la atenuación de luz en una bóveda de plantas mediante la siguiente relación:

Índice de superficie foliar por encima de la altura i

Luz que alcanza determinada posición vertical i, expresada como la proporción de luz que alcanza la cima de la bóveda

$$LD_i = e^{-ISF_i \times k}$$

Coeficiente de extinción de luz

El subíndice i hace referencia a la altura vertical de la bóveda. Por ejemplo, si i se expresara en unidades de metros, un valor de $i = 5$ indicaría una altura de 5 m por encima del suelo. El valor e es el logaritmo neperiano (2,718). El coeficiente de extinción de luz, k, representa la cantidad de luz atenuada por unidad de índice de superficie foliar (ISF) y constituye una medida del grado en que las hojas absorben y reflejan la luz. Este coeficiente variará en función del ángulo foliar (véase la Figura 5.5) y las propiedades ópticas de las hojas. Si bien el valor de LD_i se expresa como una proporción de la luz que alcanza la cima de la bóveda, al multiplicar este valor por la cantidad real de luz (o radiación fotosintéticamente activa) que alcanza la cima de la bóveda (unidades de μmol/m²/s), se puede calcular la cantidad de luz a cualquier altura.

Para el ejemplo presentado en la Figura 5.3 ó 5.6, es posible marcar una curva que describa la luz disponible a determinada altura de la bóveda. En la Figura 1, el coeficiente de extinción de luz presenta un valor de $k = 0{,}6$, un valor medio para los bosques templados caducifolios. Se marcan las diferentes posiciones verticales de la cima de la bóveda al suelo en la curva. Al conocer la cantidad de hojas (ISF) por encima de determinada posición en la bóveda (i), es posible usar la ecuación para calcular la cantidad de luz en ella.

La disponibilidad de luz en cualquier punto de la bóveda influye de forma directa en los niveles de fotosíntesis (véase la Figura 6.2). La intensidad de luz y las tasas de fotosíntesis en cada una de las alturas de la bóveda se muestran en las curvas de las Figuras 1 y 2. La intensidad de luz se expresa como una proporción de los valores para las hojas con exposición plena en la parte superior de la bóveda (1500 μmol/m²/s). A medida que uno se desplaza de la parte superior de la bóveda hacia abajo, la cantidad de luz que alcanza las hojas y la correspondiente tasa de fotosíntesis disminuyen.

La ley de Beer también puede emplearse para describir la atenuación vertical de luz en los ambientes acuáticos,

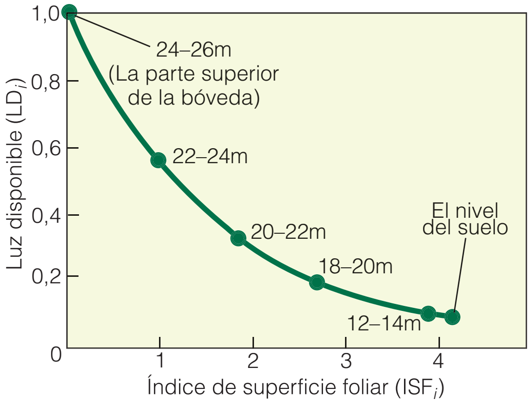


Figura 1 | **Relación entre el índice de superficie foliar a diversas alturas de la bóveda (ISF) y los valores correspondientes de luz disponible (LD_i), expresados como una proporción de la PAR en la parte superior de la bóveda.**

5.3 | El suelo es el cimiento del que depende la vida terrestre

El suelo es el medio para el crecimiento de las plantas, el factor principal que controla el destino del agua en los ambientes terrestres, el sistema de reciclaje de la naturaleza, en el que los residuos vegetales y animales se descomponen y se transforman en sus elementos básicos (véase el Capítulo 21), y es el hábitat de una diversa vida animal, desde pequeños mamíferos a las innumerables formas de vida microbiana.

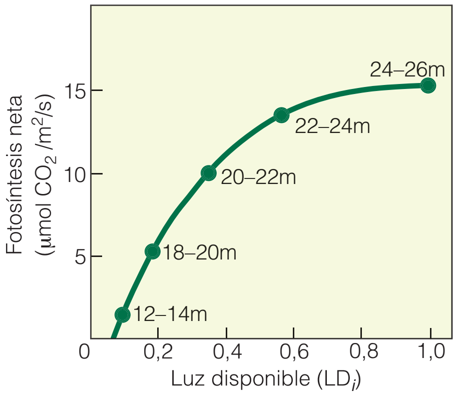
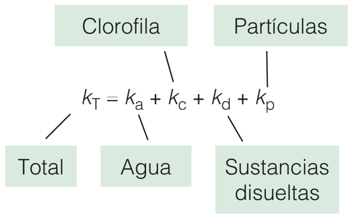


Figura 2 | Relación entre la luz disponible (PAR) y la tasa de fotosíntesis neta a diversas alturas de la bóveda. La luz disponible se expresa como la proporción de la PAR en la parte superior de la bóveda (si se supone que es de 1500 μmol/m²/s).

aunque la aplicación del coeficiente de extinción de luz (k) es más compleja. La disminución de la luz en función de la profundidad del agua se compone de diversos factores: (1) la atenuación por el agua misma (véase el Apartado 4.3, Figura 4.6); (2) la atenuación por el fitoplancton (plantas microscópicas suspendidas en el agua), habitualmente expresada como la concentración de clorofila (el pigmento de absorción de luz de las plantas) por volumen de agua (véase el Apartado 6.1); (3) la atenuación por sustancias disueltas y (4) la atenuación por partículas suspendidas. Cada uno de estos factores cuenta con un coeficiente de extinción de luz propio, y el coeficiente total de extinción de luz (k_T) es la suma de cada uno de los anteriores:



en el que k_T es el coeficiente total, k_a es el del agua, k_c es el de la clorofila, k_d es el de las sustancias disueltas y k_p es el de las partículas.

Mientras que el coeficiente de extinción de luz para una superficie foliar expresa la atenuación de luz por unidad de índice de superficie foliar, estos valores de k indican la atenuación de luz por unidad de profundidad de la columna de agua (como centímetro, metro, pulgada o pie). La ley de Beer, entonces, puede utilizarse para calcular la cantidad de luz que alcanza determinada profundidad (z) mediante la siguiente ecuación:

$$LD_z = e^{-k_T z}$$

Si el ecosistema presentara vegetación sumergida, como sargazos, algas u otras plantas que crecen en los sedimentos del fondo, la ecuación indicada anteriormente puede emplearse para calcular la luz disponible en la parte superior de la bóveda. Es posible aplicar (o combinar) luego la ecuación que describe la atenuación de luz en función del ISF para calcular la atenuación progresiva desde la parte superior de la bóveda vegetal a la superficie del sedimento. ●

1. Si suponemos que el valor de k empleado para calcular el perfil vertical de luz en la Figura 1 ($k = 0{,}6$) pertenece al de una bóveda vegetal en la que las hojas se despliegan de forma horizontal (paralelas al suelo del bosque), ¿de qué manera se modificaría el valor de k (en aumento o disminución) en un bosque en donde las hojas estuvieran orientadas a un ángulo de 60 grados (véase el ejemplo de la Figura 5.4)?
2. En los ecosistemas de aguas poco profundas, las tormentas y los fuertes vientos hacen que los sedimentos del fondo (partículas) queden suspendidos en el agua por determinado tiempo antes de depositarse nuevamente en el fondo. ¿Cómo alteraría esto el valor de k_T y la atenuación de luz en el perfil del agua?

Si bien nos es familiar, el suelo resulta difícil de definir. Una de las definiciones afirma que es un producto natural formado y sintetizado por la meteorización de rocas y la acción de los organismos vivientes. Otra defiende que se trata del conjunto de masas de tierra naturales, compuestos de minerales y materia orgánica, que son capaces de mantener el crecimiento vegetal. De hecho, un ilustre edafólogo, Hans Jenny, un pionero de la edafología moderna, se niega a dar una definición precisa del suelo. En el libro *The Soil Resource*, afirma:

> Según el concepto popular, el suelo es el estrato que se encuentra debajo de la vegetación y por encima de la roca sólida, aunque rápidamente surgen en la mente diversos interrogantes. Muchos suelos están totalmente desprovistos de plantas, sea de forma temporal o permanente, o se ubican en el fondo de un estanque, donde crecen las espadañas. Si bien puede ser poco o muy profundo, ¿qué profundidad puede alcanzar? Hay suelos rocosos, pero los estudios (del suelo) excluyen las rocas de mayor tamaño. La mayoría de los análisis se relacionan con la tierra fina únicamente. Algunos afirman que la tierra de un florero no constituye un tipo de suelo, sino sólo material de suelo. Si bien es incómodo no poder ponerse de acuerdo sobre una definición del suelo, en este sentido los edafólogos no son los únicos, dado que tampoco los biólogos llegan a una definición de la vida, ni los filósofos sobre la filosofía.

Sobre un hecho sí podemos estar seguros: el suelo no sólo es un ambiente abiótico para las plantas, sino que también se encuentra repleto de vida: miles de millones de animales diminutos y no tan diminutos, bacterias y hongos. La interacción entre lo biótico y lo abiótico convierte el suelo en un sistema vivo.

Los edafólogos lo reconocen como una unidad o cuerpo tridimensional que posee longitud, ancho y profundidad. En la mayoría de los lugares sobre la faz de la Tierra, las rocas expuestas se han derrumbado y desmenuzado para producir una capa de detritos no consolidados que cubre las rocas duras y aún sin erosionar. Esta capa no consolidada se denomina **regolito** y varía en profundidad, de virtualmente inexistente a decenas de metros. Es esta superficie de contacto entre las rocas y el aire, el agua y los organismos vivos que caracterizan el ambiente superficial lo que forma el suelo.

5.4 | La formación de suelos comienza con la meteorización

La formación de suelos comienza con la meteorización de las rocas y los minerales. La meteorización incluye tanto la destrucción mecánica de los materiales rocosos a partículas más pequeñas como su modificación química. La **meteorización mecánica** se produce mediante la interacción de varias fuerzas. Expuestas a la acción combinada del agua, el viento y la temperatura, la superficie de las rocas se desmenuza. El agua entra en las grietas, se congela, se expande y rompe la roca en pedazos más pequeños. Las partículas transportadas por el viento, como polvo y arena, desgastan la superficie de la roca. Las raíces crecientes de los árboles también resquebrajan las rocas.

Sin modificar su composición de forma apreciable, la meteorización física rompe las rocas y minerales en partículas más pequeñas. Al mismo tiempo, estas partículas sufren una transformación química y se descomponen mediante el proceso de **meteorización química**. La presencia del agua, el oxígeno y los ácidos que se producen como resultado de las actividades de los organismos del suelo y la adición permanente de materia orgánica (tejidos muertos de plantas y animales) fomentan el proceso de meteorización química. El agua de lluvia que cae y se filtra en la materia orgánica y el suelo mineral origina una cadena de reacciones químicas que transforman la composición de las rocas y minerales originales.

5.5 | En la formación de suelos participan cinco factores interrelacionados

Cinco factores independientes resultan importantes para la formación de suelos: la roca madre, el clima, los factores bióticos, la topografía y el tiempo.

El material materno o roca madre constituye el material del cual se desarrolla el suelo. Pueden originarse del lecho de roca subyacente, de los depósitos glaciales (morrenas), de la arena y limo transportados por el viento (eólicos), de los sedimentos portados por aguas corrientes (fluviales), incluyendo el agua de las tierras inundadas por las crecidas, o del material que se desliza por una pendiente por efecto de la gravedad. El carácter físico y la composición química de la roca madre juegan un importante rol en la determinación de las propiedades del suelo, particularmente durante las primeras etapas de desarrollo.

Los factores bióticos —plantas, animales, bacterias y hongos— contribuyen a la formación de suelos. Las raíces de plantas sirven no sólo para deshacer la roca madre, fomentando así el proceso de meteorización, sino también para estabilizar la superficie del suelo, reduciendo de este modo la erosión. Las raíces bombean los nutrientes desde las profundidades del suelo y los añaden a la superficie. Al llevar a cabo dicha acción, las plantas logran reabsorber los minerales que se hundieron en las profundidades del suelo a causa de los procesos de meteorización. A través de la fotosíntesis, las plantas capturan la energía solar y agregan una parte de esta energía al suelo en forma de carbono orgánico. En la superficie del suelo hay microorganismos que descomponen los restos de plantas y animales muertos y, finalmente, los convierten en materia orgánica que se incorpora al suelo (véase el Capítulo 21).

El clima influye en el desarrollo de suelos directa e indirectamente. La temperatura, las precipitaciones y los vientos influyen de forma directa en las reacciones físicas y químicas que se encargan de la descomposición de la roca madre y la posterior **lixiviación** (movimiento de solutos en el suelo) y movimiento de los materiales meteorizados. El agua es fundamental para el proceso de meteorización química: a mayor profundidad de filtración del agua, más profundos son la meteorización y el desarrollo de los suelos. La temperatura controla la velocidad de las reacciones bioquímicas, alterando el equilibrio entre la acumulación y la descomposición de materiales orgánicos. Como resultado, bajo condiciones de temperaturas cálidas y con abundante agua, los procesos de meteorización, lixiviación y crecimiento vegetal (entrada de materia orgánica) se maximizarán. Por el contrario, en condiciones frías y secas, la influencia de estos procesos será notablemente más moderada. El clima influye directamente en la vida vegetal y animal de una región, siendo ambas importantes para el desarrollo de los suelos.

La topografía, el contorno del terreno, puede afectar la manera en que el clima influye en el proceso de meteorización. Se escapa más agua y entra menos en el suelo en las pendientes empinadas que en los terrenos planos, mientras que el agua que se drena de las pendientes entra en el suelo de las tierras bajas y llanas. Asimismo, las pendientes empinadas se encuentran sujetas a la erosión y el deslizamiento del suelo: el movimiento descendente que el material del suelo realiza por la pendiente, que finalmente se acumula en la parte inferior de la pendiente y las tierras bajas.

El tiempo es un elemento crucial en la formación de suelos. Todos los factores mencionados anteriormente se afirman con el tiempo. La meteorización del material rocoso, la acumulación, descomposición y mineralización del material orgánico, la pérdida de minerales en la superficie externa y el movimiento descendente de los materiales por el suelo necesitan un tiempo considerable. La formación de suelos plenamente desarrollados puede requerir entre 2.000 y 20.000 años.

5.6 | El suelo presenta determinadas características físicas únicas

Los suelos se caracterizan por presentar diferentes propiedades físicas y químicas. Las primeras incluyen el color, la textura, la estructura, la humedad y la profundidad. Todas ellas son altamente variables entre un suelo y otro.

El color es una de las características más fáciles de definir y de las más útiles. Tiene poca influencia directa en la función del suelo, pero puede utilizarse para relacionar propiedades químicas y físicas. La materia orgánica (sobre todo, el humus) hace que el suelo adquiera un color oscuro o negro. Otros colores indican la composición química de las rocas y minerales que forman el suelo. Los óxidos de hierro otorgan al suelo un color entre ocre amarillento y rojo, mientras que los óxidos de manganeso le dan un color violáceo a negro. El cuarzo, el caolín, el yeso y los carbonatos de calcio y magnesio hacen que el suelo se vuelva blancuzco y grisáceo. Las manchas de diversos colores de ocre amarillento y gris indican que el suelo carece de un drenaje adecuado o está saturado de agua. Los suelos se clasifican por colores mediante gráficos de colores estándares.

La textura del suelo es la proporción de partículas de suelo de diferentes tamaños. La textura en parte se hereda de la roca madre y en parte se produce como resultado del proceso de formación de suelos. De acuerdo con el tamaño, las partículas se clasifican en gravilla, arena, limo y arcilla. La gravilla consiste en partículas mayores a 2,0 mm y no forma parte de la fracción fina del suelo. Por lo tanto, los suelos se clasifican según la textura cuando se define la proporción de arena, limo y arcilla.

La arena varía entre 0,05 y 2,0 mm, es fácil de visualizar y da una sensación granulosa. El limo consiste en partículas de entre 0,002 a 0,05 mm de diámetro, que apenas se pueden observar a simple vista, y tienen el mismo tacto y aspecto que la harina. Las partículas de arcilla tienen un tamaño inferior a 0,002 mm y son demasiado pequeñas para visualizarse con un microscopio común. La arcilla controla las propiedades más importantes de los suelos, incluyendo la capacidad de retención de agua (véase el Apartado 5.8) y el intercambio iónico entre las partículas y la solución del suelo (véase el Apartado 5.9). La textura del suelo es el porcentaje (por peso) de arena, limo y arcilla. Según la proporción de estos componentes, los suelos se dividen en clases de textura (Figura 5.7).

La textura del suelo afecta al espacio poroso del suelo, que juega un importante papel en el movimiento del aire y agua en el mismo y la penetración de las raíces. En un sue-

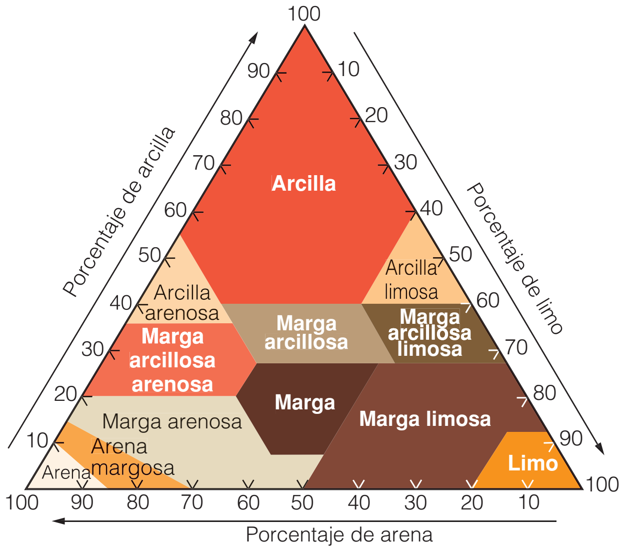


Figura 5.7 | Un esquema de texturas del suelo, en el que se indican los porcentajes de arcilla (inferior a 0,002 mm), limo (entre 0,002 y 0,05 mm) y arena (entre 0,05 y 2,0 mm) en las clases de textura del suelo básicas. Por ejemplo, un suelo con 60 por ciento de arena, 30 por ciento de limo y 10 por ciento de arcilla se clasificaría como marga arenosa.

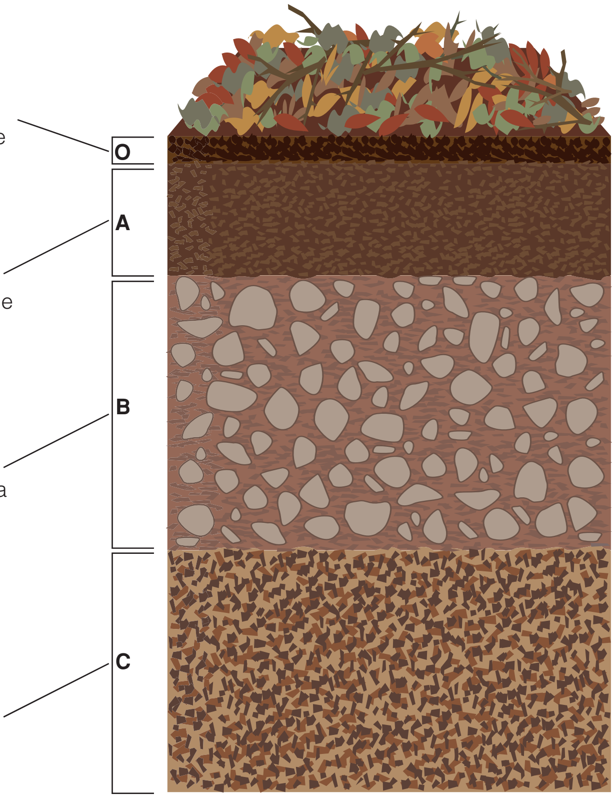
lo ideal las partículas forman el 50 por ciento del volumen total del suelo, mientras que el otro 50 por ciento está formado por el espacio poroso, que incluye los espacios dentro y entre las partículas de suelo, así como viejos canales formados por raíces y madrigueras de animales. Los suelos de textura gruesa poseen espacios porosos más grandes que favorecen una rápida infiltración y drenaje del agua. En cierto sentido, cuanto más fina la textura, más pequeños son los poros y mayor es la disponibilidad de una superficie activa para la adhesión de agua y la actividad química. Los suelos de texturas muy finas o pesadas, como la arcilla, se compactan con facilidad si se aran, se revuelven o se pisan. No se airean fácilmente y son penetrados por las raíces con dificultad.

La profundidad del suelo varía en los diferentes paisajes, de acuerdo con la pendiente, la meteorización, la roca madre y la vegetación. En las praderas, la mayor parte de la materia orgánica que se agrega al suelo proviene de los profundos y fibrosos sistemas de raíces de la hierba. Por el contrario, las hojas que caen al suelo del bosque constituyen la fuente principal de materia orgánica para los bosques. Como resultado, los suelos desarrollados en praderas nativas tienden a presentar una profundidad de varios metros, mientras que los de los bosques son poco profundos. En las tierras planas a pie de una pendiente y en los terrenos llanos aluviales, el suelo tiende a ser profundo, mientras que el de las cimas, crestas y pendientes empinadas suele ser poco profundo, con el lecho de la roca cerca de la superficie.

5.7 | El suelo presenta capas horizontales u horizontes

Inicialmente el suelo se desarrolla a partir de rocas madre indistintas. Con el transcurso del tiempo, se producen modificaciones de la superficie hacia abajo mediante la acumulación de materia orgánica cerca de la superficie y el movimiento descendente de material. Estos cambios conducen a la formación de capas horizontales que presentan diferentes características físicas, químicas y biológicas. En conjunto, la secuencia de capas horizontales forma el perfil del suelo. Este patrón de división en capas horizontales, u **horizontes**, es fácil de visualizar en los lugares en donde se han hecho cortes recientes, al lado de un camino o durante la excavación para una construcción.

La representación más sencilla y general de un perfil del suelo consiste en cuatro horizontes: O, A, B y C (Figura 5.8). La capa superficial es el horizonte O o capa orgánica. En éste predomina la materia orgánica, formada por hojas, agujas, ramas, musgos y líquenes. A su vez, suele subdividirse en una capa superficial compuesta de hojas y ramas sin descomponer (Oi), una capa intermedia compuesta de tejidos vegetales parcialmente descompuestos (Oe) y una capa



Capa orgánica: predomina la materia orgánica, que consiste en materiales vegetales sin descomponer o parcialmente descompuestos, como hojas muertas,

Capa superior del suelo: en gran parte suelo mineral desarrollado a partir de la roca madre; la materia orgánica lixiviada de arriba otorga el color oscuro característico de este horizonte.

Subsuelo: la acumulación de partículas minerales, como arcilla y sales lixiviadas de la capa superior del suelo; se diferencia según el color, la estructura y el tipo de material acumulado de la lixiviación.

Material no consolidado proveniente de la roca madre original a partir de la cual se desarrolló el suelo.

Figura 5.8 | Un perfil de suelo generalizado. Con el transcurso del tiempo, las modificaciones se producen de la superficie hacia abajo mediante la acumulación de materia orgánica cerca de la superficie y el movimiento descendente del material. Estos cambios conducen a la formación de capas horizontales u horizontes.

inferior que consiste en materia orgánica homogénea de color pardo oscuro o negro, es decir, la capa de humus (Oa). Este patrón de división en capas puede visualizarse con facilidad si se quita con cuidado la materia orgánica superficial en el suelo de un bosque. En las regiones templadas, alcanza el mayor grosor durante el otoño, cuando se acumulan nuevas hojarascas en la superficie, mientras que en el verano es más delgada, una vez que finaliza la descomposición.

Debajo de la capa orgánica se encuentra el horizonte A, denominado con frecuencia la capa superior del suelo. Se trata de la primera de las capas que se componen en gran parte de suelo mineral que proviene de la roca madre. En este horizonte, la materia orgánica (humus) lixiviada desde arriba se acumula en el suelo mineral. La acumulación de materia orgánica habitualmente hace que este horizonte sea más oscuro, lo que lo diferencia de las capas de suelo inferiores. El descenso de agua por esta capa también ocasiona el transporte de minerales y partículas de suelo más finas, como la arcilla, a las partes inferiores del perfil, dando como resultado el surgimiento de un horizonte E, una zona o capa de máxima eluviación (del latín *ex*, hacia fuera, y *lavere*, lavar) de minerales y partículas de suelo más finas a la parte inferior del perfil. Estos horizontes E son bastante frecuentes en los suelos que se desarrollan debajo de bosques, aunque, debido a su menor precipitación, rara vez aparecen en suelos desarrollados debajo de las praderas.

Debajo del horizonte A (o E) se encuentra el horizonte B, también denominado el subsuelo. Dado que contiene una menor cantidad de materia orgánica que el horizonte A, presenta acumulaciones de partículas minerales como la arcilla y las sales debido a la lixiviación de la capa superior del suelo. Este proceso se denomina iluviación (del Latín *il*, hacia adentro, y *lavere*, lavar). El horizonte B en general cuenta con una estructura más densa que el horizonte A, lo que hace difícil que las plantas puedan extender sus raíces. Los horizontes B se diferencian según el color, la estructura y el tipo de material que se ha acumulado como resultado de la lixiviación de los horizontes anteriores.

El horizonte C es el material no consolidado que yace debajo del subsuelo y por lo general está compuesto del material original a partir del que se desarrolla el suelo. Debido a que se ubica debajo de las zonas de mayor actividad biológica y meteorización y aún no ha sufrido suficientes alteraciones de los procesos de formación de suelos, habitualmente conserva la mayor parte de las características de la roca materna a partir de la cual se originó. Debajo del horizonte C yace el lecho de roca.

5.8 | La capacidad de retención de humedad es una característica esencial del suelo

Si se cava la capa superficial de un suelo tras una fuerte lluvia, es posible observar una abrupta transición del suelo superficial húmedo al suelo seco de debajo. A medida que la lluvia cae sobre la superficie, entra en el suelo mediante la infiltración. El agua se transporta por efecto de la gravedad a los espacios porosos abiertos en el suelo y el tamaño de las partículas de suelo y la correspondiente distribución determinan la cantidad de agua que puede entrar. Una distribución amplia de los poros en la superficie del suelo incrementa la velocidad de infiltración de agua, de modo que los suelos gruesos presentan una velocidad de infiltración más elevada que los finos.

Si la cantidad de agua excede la capacidad de retención del espacio poroso, es posible afirmar que el suelo está **saturado** y el agua excedente se drena libremente por el mismo. Si el agua llena todos los espacios porosos y se retiene allí mediante fuerzas capilares internas, el suelo está en **capacidad de campo**, que se expresa habitualmente como el porcentaje del peso o volumen del suelo ocupado por agua al saturarse comparado con el peso del suelo que se seca en un horno a temperatura estándar. La cantidad de agua que retiene un suelo en capacidad de campo varía según la textura del suelo, es decir, la proporción de arena, limo y arcilla. Los suelos gruesos y arenosos presentan poros más grandes y el agua se drena con mayor rapidez. Los suelos arcillosos cuentan con poros pequeños y retienen más agua. El agua retenida en las partículas de suelo mediante fuerzas capilares se denomina **agua capilar**.

A medida que las plantas y la evaporación de la superficie del suelo extraen el agua capilar, la cantidad de agua en el suelo disminuye. Cuando el nivel de humedad se reduce a un punto en el que las plantas ya no pueden extraer agua, el suelo alcanza el **punto de marchitamiento**. La cantidad de agua que retiene el suelo entre la capacidad de campo y el punto de marchitamiento (o diferencia entre CC y PM) se denomina **capacidad de agua disponible (CAD)** (Figura 5.9). La CAD proporciona una estimación del agua disponible para que absorban las plantas. Por debajo del punto de marchitamiento el agua aún permanece en el suelo, llenando hasta el 25 por ciento de los espacios porosos, pero las partículas de suelo la retienen con fuerza, lo que dificulta su extracción.

Tanto la capacidad de campo como el punto de marchitamiento de un suelo se ven fuertemente afectados por la textura del suelo. El tamaño de las partículas de suelo influye de forma directa en el espacio poroso y la superficie a la cual se adhiere el agua. La arena presenta un volumen de espaciosos porosos de entre el 30 y el 40 por ciento, mientras que las arcillas y las margas (véase el esquema de texturas de suelo de la Figura 5.7) se encuentran en un rango del 40 al 60 por ciento. En consecuencia, los suelos de textura fina cuentan con una mayor capacidad de campo que los suelos arenosos, aunque una mayor superficie también aumenta el valor del punto de marchitamiento (véase la Figura 5.9). Por el contrario, los suelos de textura gruesa (arenas) tienen una baja capacidad de campo y un reducido

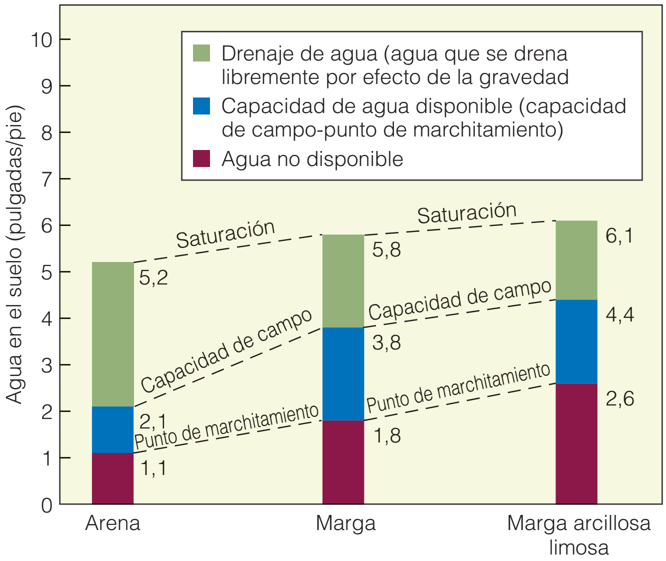


Figura 5.9 | El contenido de agua de tres suelos diferentes en el punto de marchitamiento (PM), la capacidad de campo (CC) y la saturación. Los tres suelos difieren en textura, de arena de textura gruesa a marga arcillosa de textura fina (véase el esquema de texturas del suelo de la Figura 5.7). La capacidad de agua disponible (CAD) se define como la diferencia entre la CC y el PM. Cabe destacar que tanto la CC como el PM aumentan de los suelos de textura gruesa a los de textura fina y que la CAD más elevada se alcanza en los suelos de textura intermedia.

punto de marchitamiento. Así, la CAD alcanza el valor más elevado en los suelos intermedios de marga arcillosa.

La posición topográfica de un suelo influye en el movimiento del agua tanto en la superficie del suelo como dentro del mismo. El agua tiende a drenarse por la pendiente, lo que hace que los suelos con mayores pendientes y de las cimas de las cordilleras sean relativamente más secos. Así, se crea un gradiente de las cimas a los arroyos.

5.9 | La capacidad de intercambio iónico es importante para la fertilidad del suelo

Los elementos químicos presentes en el suelo se disuelven en el agua del suelo para formar una solución (véase el Apartado 4.5). Denominados nutrientes intercambiables, estos nutrientes químicos en solución son los de mayor disponibilidad para ser absorbidos y utilizados por plantas (véase el Capítulo 6). Se retienen en el suelo mediante la simple atracción de partículas con cargas opuestas y se encuentran en un permanente intercambio con la disolución del suelo.

Como se describió en el Capítulo 4, el **ión** es una partícula con carga. Los iones con carga positiva se denominan **cationes**, mientras que los de carga negativa son **aniones**. Se observan elementos y compuestos químicos en la solución del suelo, tanto cationes, tales como el calcio (Ca^{2+}), el magnesio (Mg^{2+}) y el amonio (NH_4^+), como aniones, tales como el nitrato (NO_3^-) y el sulfato (SO_4^{2-}). La capacidad de estos iones de enlazarse con la superficie de las partículas de suelo depende del número de sitios con carga positiva o negativa que haya en el suelo. La cantidad total de sitios con carga en las partículas de suelo en determinado volumen de suelo se denomina la **capacidad de intercambio iónico**. En la mayoría de los suelos de las regiones templadas, el intercambio de cationes predomina sobre el de aniones debido a la mayor presencia de partículas de carga negativa en el suelo, conocidas como **coloides**. El número total de sitios con carga negativa, ubicados en el borde delantero de las partículas de arcilla y materia orgánica del suelo (partículas de humus) se denomina la **capacidad de intercambio catiónico (CIC)**. Las cargas negativas permiten que el suelo evite la lixiviación de los cationes de nutrientes de carga positiva. Debido a que en la mayoría de los suelos existe una cantidad significativamente menor de sitios de carga positiva que de carga negativa, los aniones tales como el nitrato (NO_3^-) y el fosfato (PO_3^{4-}) no se retienen en los sitios de intercambio de los suelos, sino que tienden a lixiviarse con rapidez si las plantas no los absorben. La CIC es una medida básica de la calidad del suelo y aumenta cuando el contenido de arcilla y materia orgánica es más elevado.

Los cationes que ocupan partículas de carga negativa en el suelo se encuentran en un estado de equilibrio dinámico con los cationes similares de la solución del suelo (Figura 5.10). Éstos últimos permanentemente se reemplazan o se intercambian por cationes de las partículas de arcilla y humus. La abundancia relativa de los diferentes iones en los sitios de intercambio se regula en función de la concentración de la solución del suelo y la afinidad relativa de cada uno con los sitios. En general, cuanto más pequeño sea el tamaño físico del ión y cuanto mayor sea su carga positiva, con más fuerza se retendrá. La serie liotrópica ordena los principales cationes de acuerdo con la fuerza de unión a los sitios de intercambio catiónico en el suelo:

$$Al^{3+} > H^+ > Ca^{2+} > Mg^{2+} > K^+ = NH^{4+} > Na^+$$

No obstante, una concentración más elevada de la solución del suelo puede alterar estas diferencias en afinidad.

Los iones de hidrógeno agregados por el agua de lluvia, los ácidos de materia orgánica y los ácidos metabólicos de raíces y microorganismos incrementan la concentración de iones de hidrógeno en la solución del suelo y desplaza a los demás cationes, como el Ca^{2+}, de los sitios de intercambio. A medida que una mayor cantidad de iones de hidrógeno reemplaza a los otros cationes, el suelo se vuelve cada vez más ácido (véase el Apartado 4.5). La acidez es una de las condiciones químicas del suelo más frecuentes. Habitualmente los suelos varían de pH 3 (extremadamente ácido) a pH 9 (fuertemente alcalino). Los suelos con pH por encima

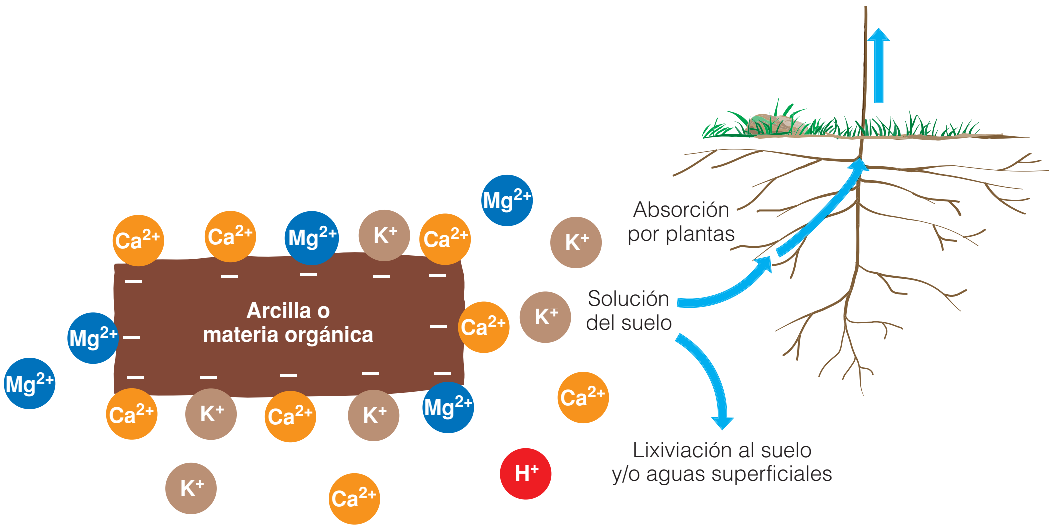


Figura 5.10 | El proceso de intercambio catiónico en los suelos. Los cationes que ocupan partículas de carga negativa en el suelo se encuentran en un estado de equilibrio dinámico con los cationes similares de la solución del suelo. Éstos últimos permanentemente se reemplazan o se intercambian por cationes de las partículas de arcilla y humus. Más aún, los cationes de la solución del suelo pueden ser absorbidos por plantas y lixiviados al suelo y a las aguas superficiales.

de 7 (neutro) se consideran básicos, mientras que los de pH 5,6 o menos son ácidos. A medida que aumenta la acidez del suelo, la proporción de iones Al^{3+} intercambiables se incrementa y la cantidad de Ca^{2+}, Na^+ y otros cationes disminuye. La alta concentración de aluminio (Al^{3+}) en la disolución del suelo puede producir toxicidad en las plantas. La toxicidad del aluminio daña en primer lugar el sistema de raíces y, en consecuencia, las raíces se vuelven más cortas, pequeñas y gruesas, lo que ocasiona una menor absorción de nutrientes.

5.10 | Los procesos básicos de formación de suelo producen diferentes suelos

Las amplias diferencias regionales en cuanto a la geología, el clima y la vegetación dan lugar a la formación de suelos con características distintas. El nivel de clasificación de suelos más general es el orden. Cada orden cuenta con características únicas, que se sintetizan en la Figura 5.11, y una distribución propia, detallada en la Figura 5.12. Si bien una enorme variedad de procesos participan en la formación de suelos (pedogénesis), los edafólogos reconocen cinco procesos de formación de suelos principales, que son la laterización, la calcificación, la salinización, la podsolización y la gleyzación.

La **laterización** es un proceso que ocurre con frecuencia en los suelos que se desarrollan en los ambientes húmedos de regiones tropicales y subtropicales. Las condiciones cálidas y lluviosas llevan a la rápida meteorización de rocas y minerales. Los movimientos de grandes cantidades de agua por el suelo ocasionan una importante lixiviación y la mayor parte de los compuestos y nutrientes que se producen mediante el proceso de meteorización se transportan fuera del perfil del suelo si las plantas no los absorben. Las dos excepciones a este proceso son los compuestos de hierro y aluminio. De hecho, los óxidos de hierro otorgan la coloración rojiza característica a los suelos tropicales (véase el perfil de los ultisoles en la Figura 5.12 como ejemplo de un suelo formado mediante el proceso de laterización). La fuerte lixiviación también hace que estos suelos se vuelvan ácidos debido a la pérdida de otros cationes (salvo H^+).

La **calcificación** se produce cuando la evaporación y absorción de agua por plantas exceden el nivel de precipitaciones. Como respuesta, se observa un movimiento ascendente de las sales alcalinas disueltas, típicamente del carbonato de calcio ($CaCO_3$), de las aguas subterráneas. Al mismo tiempo, la infiltración de agua de la superficie produce un movimiento descendiente de las sales, dando como resultado la deposición y formación de estos depósitos en el horizonte B (subsuelo). En algunos casos, los depósitos forman una capa dura denominada caliche.

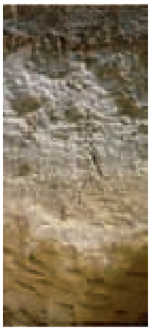
La **salinización** constituye un proceso que funciona de manera similar a la calcificación, aunque se produce en climas mucho más secos. Difiere de la calcificación en el sentido de que los depósitos de sal se desarrollan en la superficie o cerca de ella (Figura 5.13). Los suelos salinos son frecuentes en los desiertos, aunque también se producen en regiones costeras como resultado del rocío de mar. Asimismo, constituye un problema creciente en las zonas agrícolas en las que se utiliza la irrigación (véase Cuestiones de ecología: Utilización de la tierra y salinización del suelo).

Entisoles

Suelos inmaduros que carecen de desarrollo vertical de horizontes; se relacionan con los sedimentos recientemente depositados.

Vertisoles

Suelos arcillosos oscuros que muestran una importante expansión y contracción al humedecerse y secarse.

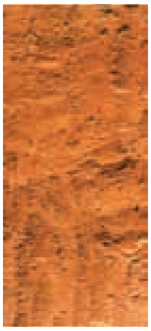


Inceptisoles

Suelos jóvenes que están más desarrollados que los entisoles; con frecuencia son poco profundos; desarrollo moderado de horizontes.

Alfisoles

Poca penetración de humus; translocación de arcilla; horizontes bien desarrollados.



Ultisoles

Intensamente lixiviados; fuerte translocación de arcilla; bajo contenido básico; climas cálidos y húmedos; formado mediante el proceso de laterización.

Aridisoles

Se desarrollan en ambientes muy secos; presentan reducidos niveles de materia orgánica y elevados niveles de contenido básico; proclives al proceso de salinización.

Mollisoles

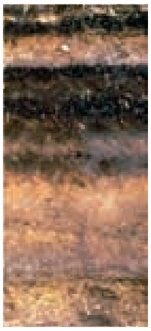
Horizontes superficiales de color pardo oscuro o negro con una consistencia blanda; ricos en bases; suelos de regiones semihúmedas; proclives al proceso de calcificación.

Espodosoles

Horizontes de color gris claro o blancuzco sobre un horizonte B negro o rojizo; alto contenido de hierro y aluminio extraíbles; formados mediante el proceso de podsolidación.

Histosoles

Alto contenido de materia orgánica; formados en zonas sin drenajes adecuados; suelos de turberas ácidas y estiércol.



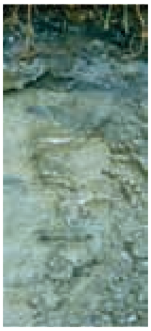
Andisoles

Desarrollado de roca madre volcánica; no presenta una alta meteorización; las capas superiores son de color oscuro; baja densidad aparente.

Figura 5.11 | Perfiles y descripción general de los 12 órdenes de suelo principales.

Oxisoles

Suelos altamente meteorizados con un perfil casi sin rasgos; rojos, amarillos o grises; ricos en kalolinatos, óxidos de hierro y, con frecuencia, humus; presentes en regiones tropicales y subtropicales.



Gelisoles

Presencia de permafrost o temperaturas de suelo de 0° C o inferiores en los primeros 2 metros de la superficie; formados mediante el proceso de gleyzación.

Figura 5.11 | Continuación.

La **podsolización** surge en los climas frescos y húmedos de las regiones de mediana latitud en donde predomina la vegetación de coníferas (es decir, bosques de pinos). La materia orgánica de las coníferas crea condiciones fuertemente ácidas. La disolución ácida del suelo fomenta el proceso de lixiviación, lo que conduce a la eliminación de cationes y compuestos de hierro y aluminio del horizonte A (capa superior del suelo). Este proceso origina una capa

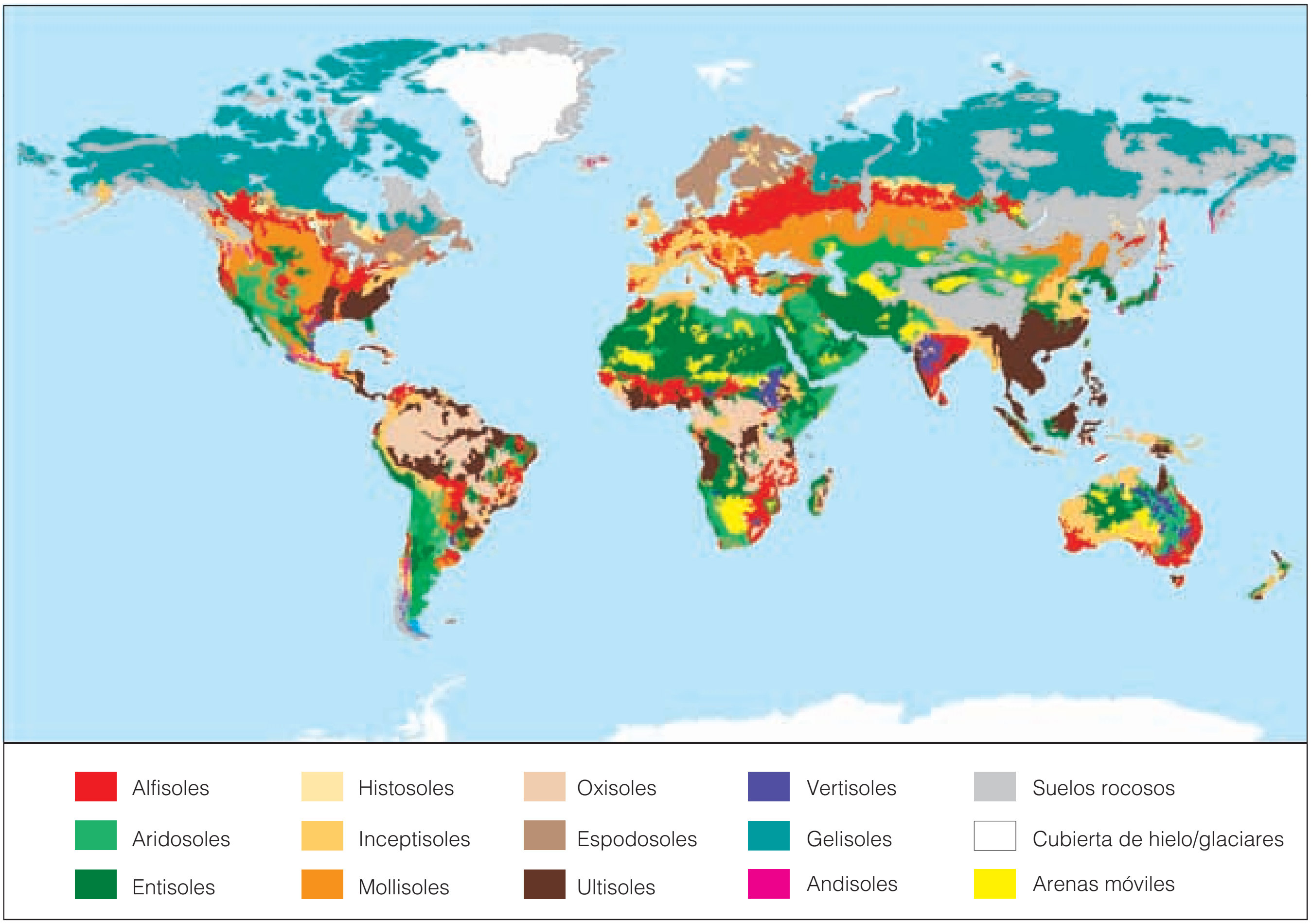
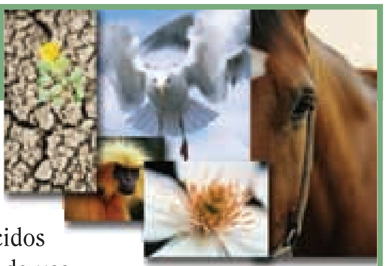

🟥 Alfisoles
Aridosoles
Entisoles
Histosoles
Inceptisoles
Mollisoles
Oxisoles
Espodosoles
Ultisoles
Vertisoles
Gelisoles
Andisoles
Suelos rocosos
Cubierta de hielo/glaciares
Arenas móviles

Figura 5.12 | La distribución mundial de los 12 órdenes de suelo principales mencionados en la Figura 5.11. (Adaptado de USGS, Soil Conservation Service). Vaya a GRAPHit! en **www.ecologyplace.com** para ver los gráficos de la degradación del suelo mundial.

Cuestiones de ecología | Utilización de la tierra y salinización del suelo



La salinización es un proceso natural que tiene lugar en zonas en las que la evaporación superficial y la absorción de agua por plantas exceden el nivel de precipitaciones, lo que origina un movimiento ascendente de sales disueltas de las aguas subterráneas a la superficie del suelo, degradando con frecuencia las condiciones del suelo para el desarrollo de plantas. Los hábitos agrícolas han aumentado la salinidad del suelo en diversas regiones del mundo al alterar el equilibrio natural del ciclo del agua.

Las aguas subterráneas empleadas para la irrigación contienen sales solubles como el sodio, calcio, magnesio, potasio, sulfato y cloruro disueltos de las rocas y minerales con los cuales está en contacto el agua. La evaporación y la transpiración (por plantas) del agua de irrigación finalmente hacen que se acumulen en los suelos cantidades excesivas de sales, salvo que existan una lixiviación y un drenaje adecuados. Este proceso se denomina salinización por irrigación.

En algunas regiones del este de Australia, se produce otro tipo de salinización en la que no participa la irrigación: la salinización de las tierras secas. La recarga de aguas subterráneas es la cantidad de agua que se agrega a las mismas. Si ésta es mayor que la descarga, que consiste en la cantidad de agua que se pierde de las aguas subterráneas, la tabla de agua (la superficie externa de la capa de aguas subterráneas) se eleva. Cuando se produce esto, el agua disuelve las sales retenidas en el perfil del suelo, lo que hace que la sal se vuelva cada vez más concentrada a medida que el nivel de agua se eleva. Si el agua salada no detiene su ascenso, finalmente llega a la superficie del suelo y a las capas inmediatamente debajo de ella. Luego el agua se evapora y queda la sal.

La salinización de las tierras secas no sólo se trata de un grave problema en Australia, sino que empeora cada día, lo que presenta una seria amenaza a largo plazo para la sostenibilidad de los recursos terrestres y acuáticos. Al preparar las tierras para la agricultura, se talan los árboles de los bosques de *Eucalyptus*, que tienen un papel fundamental en el mantenimiento del equilibrio de agua en estos suelos. Los cultivos introducidos presentan características de uso del agua diferentes a la vegetación nativa y permiten que una mayor cantidad de agua de lluvia llegue a las aguas subterráneas. Los científicos estiman que la cantidad de agua que se filtra más allá de la zona de raíces de los cultivos y pastizales es entre 10 y 100 veces superior a la filtrada de los árboles. Si se agrega más agua que la que cabe en el acuífero, el nivel de aguas subterráneas se elevará y traerá sales, dado que éstas en muchas zonas son salinas. Actualmente el 10 por ciento de las zonas agrícolas del oeste de Australia se considera afectado por la salinización, lo que reduce hasta un 50 por ciento la producción de cultivos de estas tierras. Si estos hábitos agrícolas persisten, se espera que el porcentaje de tierras afectadas aumente al año 2020.

La salinización del suelo, tanto por irrigación como la de las tierras secas, constituye un problema creciente y una amenaza para la producción agrícola mundial. En todo el mundo, se pierden entre 12 y 17 millones de acres de tierra cultivable al año por la degradación del suelo, de los cuales 5 millones se atribuyen directamente a la salinización. En los Estados Unidos únicamente, casi una cuarta parte de las tierras irrigadas presentan cierto grado de salinización, dando como resultado una significativa pérdida de cultivos.

1. ¿Cómo se diferencia el proceso de salinización que ocurre como resultado de la irrigación del proceso natural de salinización que se produce en las zonas áridas? (véase el Apartado 5.10 como ayuda.)
2. Una posible solución al problema de la salinización por irrigación es la desalinización (eliminación de sales) del agua que se utiliza para la irrigación, aunque esta técnica es extremadamente costosa. Indique soluciones alternativas.

inferior en el horizonte A que se compone de arena de color blanca a gris (véase el perfil de los espodozoles en la Figura 5.11 como ejemplo de un suelo formado mediante el proceso de podsolización).

La **gleyzación** se produce en regiones con altos niveles de precipitaciones o tierras bajas que carecen de un drenaje adecuado (inundadas). Las condiciones de humedad permanente ralentizan la descomposición de materia orgánica por parte de los descomponedores (bacterias y hongos), lo que permite que la materia se acumule en las capas superiores del suelo. La materia orgánica acumulada libera ácidos orgánicos que reaccionan con el hierro del suelo, lo que otorga un color negro o gris azulado (véase el perfil de los gelisoles en la Figura 5.11 como ejemplo de un suelo formado mediante el proceso de gleyzación).

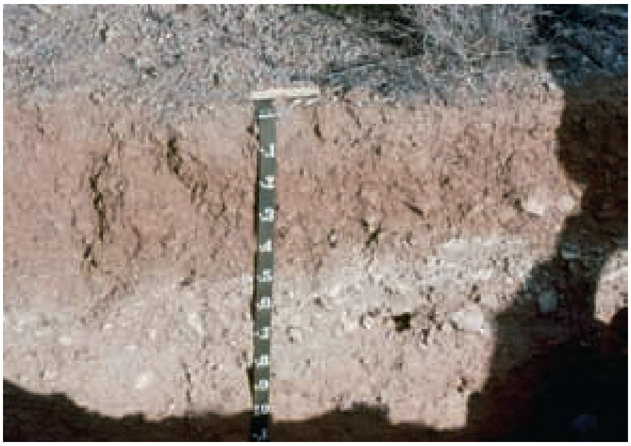


Figura 5.13 | La calcificación consiste en un proceso mediante el cual los carbonatos de calcio precipitan del agua que desciende por el suelo o del agua capilar que se eleva. Como resultado, se acumula el calcio en el horizonte B (la capa blanca del suelo que aparece en la fotografía).

Estos cinco procesos representan la integración de los factores climáticos y edáficos en la formación de suelos, que da origen a la diversidad geográfica de suelos que afectan la distribución, abundancia y productividad de los ecosistemas terrestres, tema que se analizará en mayor detalle en los Capítulos 20, 21 y 23.

Resumen

La vida terrestre (5.1)

El mantenimiento del equilibrio hídrico entre los organismos y el ambiente que los rodea ha tenido una significativa influencia en la evolución de la vida en la tierra. La necesidad de permanecer erguidos contra la fuerza de gravedad en los ambientes terrestres lleva a una importante dedicación de recursos en materiales estructurales. Las variaciones en la temperatura y las precipitaciones ejercen, por un lado, un efecto a corto plazo en los procesos metabólicos y, por otro, un efecto a largo plazo en la evolución y distribución de las plantas y animales terrestres, dando lugar a un patrón único de ecosistemas terrestres en los gradientes geográficos de temperatura y precipitación.

Luz (5.2)

La luz que penetra una bóveda de vegetación se atenúa. La densidad y orientación de las hojas de una bóveda vegetal afectan a la cantidad de luz que alcanza el suelo. La densidad del follaje se expresa como el índice de superficie foliar (ISF), la superficie de hojas por unidad de superficie de suelo. La cantidad de luz que alcanza el suelo en la vegetación terrestre varía según la estación. En los bosques, sólo 1 a 5 por ciento de la luz incidente sobre la bóveda alcanza el suelo. Los rayos solares que llegan al suelo del bosque permiten que las plantas sobrevivan en condiciones de sombra.

Definición de suelo (5.3)

El suelo es un producto natural de los minerales y de la materia orgánica no consolidada en la superficie de la Tierra. Constituye el medio para el crecimiento de plantas, el factor principal que controla el destino del agua en los ambientes terrestres, el sistema de reciclaje de la naturaleza, en donde los residuos vegetales y animales se descomponen y se transforman en sus elementos básicos, y es el hábitat de diversas formas de vida animal.

Meteorización (5.4)

La formación de suelos comienza con la meteorización de las rocas y los minerales. En la meteorización mecánica, el agua, el viento, los cambios de temperatura y las plantas rompen las rocas. En el caso de la meteorización química, la actividad de los organismos del suelo, los ácidos que producen y el agua de lluvia descomponen los minerales primarios.

Formación de suelos (5.5)

El suelo surge de la interacción de cinco factores: la roca madre, el clima, los factores bióticos, la topografía y el tiempo. La roca madre proporciona el sustrato del cual se desarrolla el suelo. El clima determina el desarrollo de suelos mediante la temperatura, las precipitaciones y su influencia en la vegetación y la vida animal. Los factores bióticos —vegetación, animales, bacterias y hongos— añaden materia orgánica y la mezclan con el material mineral. La topografía influye en la cantidad de agua que penetra en el suelo y en la velocidad de erosión. El tiempo es necesario para el pleno desarrollo de los diferentes suelos.

Características diferentes (5.6)

Los suelos difieren en las propiedades físicas de color, textura y profundidad. Si bien el color ejerce poca influencia directa en la función de un suelo, puede emplearse para relacionar propiedades químicas y físicas. La textura del suelo es la proporción de diferentes partículas de suelo, es decir, arena, limo y arcilla. La textura de un suelo se determina en gran parte por la roca madre, aunque también recibe la influencia del proceso de formación de suelos. La profundidad del suelo varía en los diferentes paisajes, dependiendo de la pendiente, la meteorización, la roca madre y la vegetación.

Horizontes del suelo (5.7)

Los suelos se desarrollan en capas denominadas horizontes. En general, se reconocen cuatro horizontes, aunque no todos aparecen en todos los suelos: la capa O u orgánica; el horizonte A o capa superior del suelo, que se caracteriza por la acumulación de materia orgánica; el horizonte B o subsuelo, en donde se acumulan los materiales minerales; y el horizonte C, el material no consolidado que yace debajo del subsuelo y que se extiende hasta el lecho de roca.

Capacidad de retención de humedad (5.8)

La cantidad de agua que puede retener un suelo es una de sus características principales. Cuando el agua llena todos los espacios porosos, el suelo se satura. Cuando un suelo alcanza la cantidad máxima de agua que es capaz de retener, se encuentra en capacidad de campo. El agua retenida entre las partículas de suelo mediante fuerzas capilares se denomina agua capilar. Cuando el nivel de humedad alcanza un punto en el que las plantas no logran extraer agua, el suelo alcanza el punto de marchitamiento. La cantidad de agua que se retiene entre la capacidad de campo y el punto de marchitamiento se denomina capacidad de agua disponible, que varía en función de la textura del suelo.

Intercambio iónico (5.9)

Las partículas de suelo, especialmente las partículas de arcilla y la materia orgánica, son importantes para la disponibilidad de nutrientes y la capacidad de intercambio catiónico del suelo, es decir, la cantidad de sitios con carga negativa en las partículas de suelo que pueden atraer iones de carga positiva. Los cationes que ocupan las partículas de carga negativa en el suelo se encuentran en un estado de equilibrio dinámico con cationes similares en la solución del suelo. El porcentaje de saturación básica es el porcentaje de sitios ocupados por iones que no sean hidrógeno.

Los procesos de formación de suelos producen diferentes suelos (5.10)

Las amplias diferencias regionales en la geología, el clima y la vegetación producen suelos con distintas características. El nivel de clasificación de suelos más general es el orden. Cada orden presenta características propias. Los edafólogos reconocen cinco procesos de formación de suelos que originan estas diferentes clases de suelos. Los procesos son laterización, podsolización, calcificación, salinización y gleyzación.

Preguntas de estudio

1. Enumere dos constricciones impuestas en los organismos en la transición de la vida acuática a ambientes terrestres.

2. Supongamos que dos bosques cuentan con la misma cantidad de hojas (índice de superficie foliar). Sin embargo, en uno de los bosques las hojas se orientan en sentido horizontal (paralelas al suelo del bosque), mientras que en el otro las hojas se ubican a un ángulo de 60 grados. ¿Cómo difiere la disponibilidad de luz en el suelo del bosque al mediodía en uno y otro? ¿En cuál las hojas que crecen al fondo de la bóveda (a menor altura en el árbol) reciben más luz a media mañana?

3. ¿Cuál es la forma habitual de la curva que describe la atenuación vertical de luz en la bóveda vegetal de acuerdo con la ley de Beer? ¿Por qué no se trata de una linea recta (lineal)?

4. ¿Qué cinco factores principales afectan la formación de suelos?

5. ¿Qué rol juega la meteorización en la formación de suelos? ¿Qué factores participan en el proceso de meteorización?

6. Utilice la Figura 5.9 para responder la pregunta: ¿qué suelo retiene más humedad en la capacidad de campo, la arcilla o la arena? ¿Qué suelo retiene más humedad en el punto de marchitamiento, la arcilla o la arena? ¿Qué tipo de suelo presenta una mayor disponibilidad de agua para que absorban las plantas cuando el contenido de agua del suelo es 3,0 pulgadas/pie (valor en el eje y)?

7. ¿Cuál es el factor más importante que diferencia el horizonte O del A?

8. ¿Por qué los suelos de arcilla habitualmente cuentan con una mayor capacidad de intercambio catiónico que los de arena?

9. ¿Cómo afecta el pH a la saturación básica de un suelo?

10. ¿Por qué el proceso de salinización predomina en las zonas áridas? ¿Cómo aumenta la irrigación el proceso de salinización en las zonas agrícolas?

11. ¿Qué proceso de formación de suelos predomina en las regiones tropicales húmedas? ¿Cómo afecta este proceso a la disponibilidad de nutrientes para las raíces de plantas en el horizonte A?

Bibliografía adicional

Brady, N. C. y R. W. Weil. 1999. *The nature and properties of soils.* Ed. N° 12. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.

El libro de texto introductorio sobre suelos por excelencia. Se utiliza en los cursos de edafología.

Jenny, H. 1994. *Factors of soil formation.* Mineola, NY: Dover Publications.

Un libro bien escrito y accesible realizado por uno de los pioneros en la edafología.

Kohnke, H. y D. P. Franzmeier. 1994. *Soil science simplified.* Prospect Heights, IL: Wavelength Press.

Una presentación bien escrita e ilustrada de conceptos y principios de la edafología para el lector general. Brinda diversos ejemplos y aplicaciones de los conceptos básicos.

Patton, T. R. 1996. *Soils: A new global view.* New Haven, CT: Yale University Press.

Presenta una nueva visión y enfoque sobre el estudio de la formación de suelos a nivel global.

Tercera parte | El organismo y su ambiente

Capítulo 6 Adaptaciones vegetales al medio ambiente P. 108
Capítulo 7 Adaptaciones animales al medio ambiente P. 139
Capítulo 8 Patrones de ciclos vitales P. 172

El desierto del Namib, con una extensión de unos 1.600 km de longitud a lo largo de la costa del sudoeste de África, alberga las dunas de arena más altas del mundo. Si bien la lluvia es un raro suceso en el Namib, cada mañana, a medida sale el Sol, el aire fresco y húmedo de este desierto costero comienza a calentarse y el Namib se ve envuelto en niebla. Y, cada mañana, los escarabajos negros, del tamaño de la uña del pulgar, ejecutan una de las conductas más extrañas de la naturaleza. Estos escarabajos de la familia *Tenebrionidae* (género *Stenocara*) se ponen en posición vertical y hacen el pino. Mientras el escarabajo se encuentra en esa posición, se acumulan gotas de niebla en su espalda que a continuación descienden por el caparazón (llamado élitro) hacia la boca. Cuando se observan las protuberancias de la espalda a través de un microscopio electrónico, se puede distinguir un manto de pequeños nódulos cubierto de cera que recubre los laterales de las protuberancias y los surcos entre ellas, lo cual contribuye a la canalización del agua desde la espalda hasta la boca.

Los escarabajos de la familia *Tenebrionidae* del desierto del Namib ilustran dos conceptos importantes: la relación entre la estructura y la función, y el modo en que dicha relación refleja las adaptaciones del organismo a su entorno. La estructura de la espalda del escarabajo y su comportamiento de sostenerse con la cabeza durante la niebla matutina desempeñan la función de obtener agua, un recurso esencial y escaso en este ambiente árido. Sin embargo, es poco probable que este mismo conjunto de características sea eficaz para conseguir agua en las regiones desérticas del interior continental, donde no se forma niebla matutina, o en los ambientes húmedos, como, por ejemplo, las selvas lluviosas tropicales, donde existen charcas permanentes de agua fácilmente disponibles.

¿Qué controla la distribución y abundancia de las especies? ¿Qué permite que una especie subsista en un entorno pero no en otro? Son preguntas fundamentales para un ecólogo. Para éste, el vínculo entre estructura y función proporciona la primera pista. Las características que presenta un organismo, es decir, su fisiología, su morfología (estructura física), su conducta y su patrón de desarrollo y reproducción a lo largo de la vida (ciclos vitales), reflejan sus adaptaciones al entorno concreto en el que habita, que constituyen el producto de la selección natural (véase el Capítulo 2). Cada ambiente presenta un conjunto diferente de constricciones en los procesos relacionados con la supervivencia, el crecimiento y la reproducción. Las características que permiten que un organismo subsista en un ambiente suelen impedirle lograrlo del mismo modo bajo un conjunto de condiciones ambientales diferentes. Las distintas soluciones evolutivas para la vida en los diversos ambientes representan los resultados de compromisos. En la naturaleza, una sola regla no es aplicable a todos. Existen 1.500.000 especies conocidas que habitan en los diversos ambientes de la Tierra, es decir, 1.500.000 formas diferentes en que existe la vida en este planeta.

A pesar de la diversidad de especies, todos los organismos (desde las bacterias unicelulares hasta el más grande de los animales, la ballena azul) representan soluciones para las mismas tres funciones básicas compartidas por todos los organismos vivos: asimilación, reproducción y capacidad para responder a los estímulos externos. Los organismos deben adquirir energía y materia del ambiente externo para la síntesis de tejido nuevo a través del proceso de asimilación. A efectos de mantener la continuidad de la vida, algunos de los recursos asimilados (energía y materia) deben destinarse a la reproducción (la producción de nuevos individuos). Finalmente, los organismos deben ser capaces de responder a los estímulos externos relacionados tanto con el ambiente físico (por ejemplo, el calor y la humedad) como con el ambiente biótico (por ejemplo, el reconocimiento de posibles depredadores o parejas).

Quizá la constricción más importante en la vida es la captación de energía. La captación y asimilación de nutrientes esenciales y los procesos asociados con la vida (síntesis, desarrollo, reproducción y mantenimiento) requieren energía. La energía química se genera en la descomposición de los compuestos de carbono en todas las células vivas, proceso que recibe el nombre de respiración. No obstante, la fuente esencial de energía para la vida en la Tierra es el Sol (energía solar, véase el Capítulo 3). La energía solar es la que abastece a la fotosíntesis, es decir, el proceso de asimilación en los vegetales verdes. Mediante el consumo de tejidos animales y vegetales, todos los demás organismos utilizan la energía que proviene directa o indirectamente de la fotosíntesis. La fuente de la que un organismo obtiene su energía marca una de las distinciones más básicas de la ecología. Los organismos que obtienen su energía a partir de la luz solar se denominan **autótrofos** o **productores primarios**. Los organismos que captan energía mediante el consumo de tejidos de animales y vegetales, y la posterior descomposición de los compuestos de carbono asimilados, reciben el nombre de **heterótrofos** o **productores secundarios**. Esos dos modos de captar energía imponen constricciones evolutivas radicalmente diferentes y, por ello, nuestra exposición sobre las adaptaciones al medio ambiente en la Tercera parte se divide en los temas de autótrofos (Capítulo 6: Adaptaciones vegetales al medio ambiente) y heterótrofos (Capítulo 7: Adaptaciones animales al medio ambiente). Estos capítulos abordarán las adaptaciones relacionadas con el intercambio de energía y materia entre los organismos y su medio ambiente: procesos de balance de energía, agua, nutrientes y carbono que rigen la supervivencia y el desarrollo de los organismos individuales. El capítulo final (Capítulo 8: Patrones de ciclos vitales) trata sobre las adaptaciones referentes a la reproducción. En otras palabras, trata sobre el modo en el que se utilizan los recursos para asegurar la continuidad de la vida. El concepto de los compromisos es un tema central en cada una de estas exposiciones, que relacionan las constricciones impuestas por los diferentes ambientes (y los recursos) con las «soluciones» que se reflejan en los rasgos característicos de cada especie: los resultados de la selección natural.

Capítulo 6 | Adaptaciones vegetales al medio ambiente

6.1 La fotosíntesis es la conversión de dióxido de carbono en monosacáridos
6.2 La luz que recibe un vegetal influye en su actividad fotosintética
6.3 La fotosíntesis implica intercambios entre el vegetal y la atmósfera
6.4 El agua se desplaza desde el suelo, a través del vegetal, hacia la atmósfera
6.5 El proceso de la captación del carbono difiere entre los vegetales acuáticos y terrestres
6.6 La temperatura de los vegetales refleja su balance energético con el medio ambiente circundante
6.7 El carbono absorbido en la fotosíntesis se destina a la producción de tejidos vegetales
6.8 Las constricciones impuestas por el ambiente físico han resultado en un amplio abanico de adaptaciones vegetales
6.9 Las especies vegetales se adaptan tanto a la elevada luminosidad como a la baja luminosidad
6.10 La relación entre la temperatura y la demanda de agua influye en las adaptaciones vegetales
6.11 Los vegetales varían en su respuesta a las temperaturas ambientales
6.12 Los vegetales presentan adaptaciones a las variaciones en la disponibilidad de nutrientes

Toda la vida sobre la Tierra se basa en el carbono, lo que significa que todos los seres vivos están compuestos por moléculas complejas construidas sobre una estructura de átomos de carbono. El átomo de carbono puede unirse fácilmente con otros átomos de carbono formando moléculas largas y complejas. Los átomos de carbono necesarios para construir estas moléculas, es decir, los componentes básicos de la vida, provienen de diversas fuentes. Los medios por los cuales los organismos captan y utilizan el carbono representan algunas de las adaptaciones más básicas requeridas para la vida. Los seres humanos, al igual que todos los demás animales, obtienen el carbono mediante el consumo de otros organismos. Sin embargo, la fuente esencial de carbono a partir de la que se construye la vida es el dióxido de carbono (CO_2) de la atmósfera.

No todos los organismos vivos pueden utilizar esta abundante forma de carbono de forma directa. Solamente un proceso es capaz de transformar el carbono en forma de CO_2 en moléculas orgánicas y tejido vivo. Ese proceso, realizado por los vegetales verdes, las algas y algunos tipos de bacterias, es la fotosíntesis. La fotosíntesis es esencial para la conservación de la vida sobre la Tierra. Todos los demás organismos obtienen el carbono (así como la mayoría de los demás nutrientes esenciales) del consumo de compuestos orgánicos de carbono en forma de tejidos animales y vegetales.

Si bien todos los vegetales verdes obtienen el carbono de la fotosíntesis, el modo en el que los organismos, desde las algas microscópicas (fitoplancton) hasta el más grande de los árboles, destinan los productos de la fotosíntesis a los procesos básicos de crecimiento y mantenimiento varía enormemente. Estas diferencias representan una diversidad de soluciones evolutivas ante el problema de ser un vegetal, es decir la captación de los recursos esenciales de carbono, luz, agua, y nutrientes minerales necesarios para sustentar el proceso de la fotosíntesis. En este capítulo, examinaremos las distintas adaptaciones que han desarrollado los vegetales para permitir que los organismos vegetales sobrevivan, crezcan y se reproduzcan con éxito en prácticamente toda la variedad de condiciones ambientales halladas en la Tierra.

En primer lugar, revisaremos este proceso tan esencial para la vida en la Tierra, o como lo expresó poéticamente el autor John Updike, «la única reacción que contrarresta los vastos consumos de la respiración, que revierte la descomposición y la muerte».

6.1 | La fotosíntesis es la conversión de dióxido de carbono en monosacáridos

La fotosíntesis es el proceso mediante el cual la energía procedente del Sol, en forma de radiación de onda corta (radiación fotosintéticamente activa, PAR, por sus iniciales en inglés; véase el Apartado 3.1), es aprovechada para conducir una serie de reacciones químicas que resultan en la fijación de CO_2 en los carbohidratos (monosacáridos) y en la liberación de oxígeno (O_2) como subproducto.

El proceso se puede expresar de la siguiente forma resumida:

$$6CO_2 + 12H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$$

El efecto neto de la reacción química mencionada precedentemente es la utilización de seis moléculas de agua (H_2O) y la producción de seis moléculas de oxígeno (O_2) por cada seis moléculas de CO_2 que se transforman en una molécula de azúcar ($C_6H_{12}O_6$). La síntesis de otros diversos compuestos a base de carbono, como por ejemplo proteínas, ácidos grasos y enzimas, a partir de estos productos iniciales se producen en las hojas como también en otras partes del vegetal.

La fotosíntesis, una secuencia compleja de reacciones metabólicas, se puede separar en dos procesos, frecuentemente mencionados como reacciones en presencia de luz y en la oscuridad. Las reacciones lumínicas comienzan con la reacción fotoquímica inicial, en la que la clorofila (pigmento absorbente de luz) atrapa la energía de la luz en las células del cloroplasto. La absorción de un fotón de luz eleva el nivel de la energía de la molécula de clorofila. La molécula excitada no es estable y los electrones regresan rápidamente a su estado fundamental, liberando así la energía del fotón absorbido. Esta energía se transfiere a otra molécula receptora para dar como resultado un proceso denominado transporte fotosintético de electrones. Este proceso produce la síntesis de trifosfato de adenosina (ATP) a partir del difosfato de adenosina (ADP) y de NADPH (la forma reducida de NADP) a partir de nicotinamida adenina dinucleótido fosfato ($NADP^+$). La sustancia ATP, que tiene mucha energía, y el NADPH, que es un reductor fuerte producido en las reacciones en presencia de luz, son esenciales para el segundo paso de la fotosíntesis: las reacciones en la oscuridad.

En las reacciones en la oscuridad, el CO_2 se incorpora bioquímicamente en los monosacáridos. Las reacciones en la oscuridad no requieren directamente la presencia de la luz solar. Sin embargo, ellas dependen de los productos de las reacciones lumínicas y, por ende, dependen fundamentalmente del recurso esencial de la luz solar.

El proceso mediante el que se incorpora el CO_2 en los monosacáridos comienza en la mayoría de los vegetales cuando una molécula de ribulosa bisfosfato (RuBP) de cinco carbonos se combina con CO_2 para formar dos moléculas de un compuesto de tres carbonos llamado fosfoglicolato (3-PGA).

$$\underset{\text{molécula de 1 carbono}}{CO_2} \quad + \quad \underset{\text{molécula de 5 carbonos}}{\text{RuBP}} \quad \longrightarrow \quad \underset{\text{2 moléculas de 3 carbonos}}{\text{2 3-PGA}}$$

Esta reacción se denomina carboxilación y es catalizada por la enzima **rubisco** (ribulosa bifosfato carboxilasa-oxigenasa). El vegetal convierte rápidamente el 3-PGA formado en este proceso en la molécula de azúcar de gliceraldehído 3-fosfato (G3P) rica en energía. La síntesis de G3P a partir del 3-PGA requiere tanto ATP como NADPH, es decir, la molécula de alta energía y la molécula reductora que se forman en las reacciones lumínicas. Alguna cantidad de este G3P se utiliza para producir monosacáridos ($C_6H_{12}O_6$), almidones y otros carbohidratos necesarios para el desarrollo y mantenimiento del vegetal, y el resto se utiliza para sintetizar el nuevo RuBP con el fin de continuar el proceso. La síntesis del nuevo RuBP a partir del G3P necesita ATP adicional. De esta manera, la disponibilidad de la energía de la luz (radiación solar) puede limitar las reacciones en la oscuridad de la fotosíntesis a través de su control en la producción del ATP y NADPH necesario para la síntesis de G3P y la regeneración de RuBP. Esta ruta fotosintética que comprende la fijación inicial de CO_2 en los PGA de tres carbonos se denomina ciclo de Calvin-Benson, o ciclo C_3, y los vegetales que lo emplean se conocen como vegetales C_3 (Figura 6.1).

La ruta C_3 presenta una gran desventaja. La enzima rubisco que conduce el proceso de carboxilación, también actúa como una oxigenasa-rubisco que puede catalizar la reacción entre el O_2 y el RuBP. La oxigenación del RuBP produce la liberación subsiguiente de CO_2. Esta reacción competitiva para el proceso de carboxilación reduce la eficacia de la fotosíntesis C_3.

Algunos de los carbohidratos producidos en la fotosíntesis se utilizan en el proceso de la respiración celular, es decir la captura de energía de la descomposición química de los monosacáridos y otros carbohidratos. La respiración conlleva a la oxidación de los carbohidratos para generar

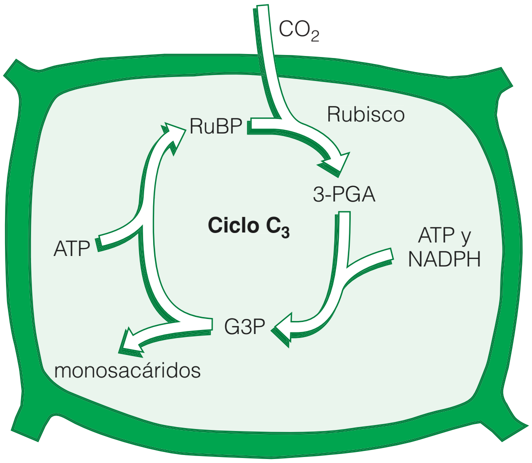


Figura 6.1 | Una representación simple de la ruta C$_3$, o ciclo de Calvin-Benson. Obsérvese la conexión entre las reacciones lumínicas y en la oscuridad, a medida que los productos de las reacciones lumínicas (ATP y NADPH) son requeridos para la síntesis de la molécula de azúcar rica en energía G3P y la regeneración de RuBP.

energía en forma de ATP y se produce exclusivamente en la mitocondria.

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + ATP$$

La respiración se produce en todas las células vivas, tanto vegetales como animales.

Dado que las hojas utilizan CO$_2$ en el proceso de la fotosíntesis y también producen CO$_2$ en el proceso de la respiración, la diferencia en las tasas de estos dos procesos es la ganancia neta, mencionada como **fotosíntesis neta**.

$$\text{Fotosíntesis neta} = \text{Fotosíntesis} - \text{Respiración}$$

Las tasas de la fotosíntesis y la respiración y, por ende, de la fotosíntesis neta se miden generalmente en moles de CO$_2$ por unidad de área (o masa) de hoja y por unidad de tiempo.

6.2 | La luz que recibe un vegetal influye en su actividad fotosintética

La radiación solar proporciona la energía necesaria para la conversión del CO$_2$ en monosacáridos. De esta manera, la disponibilidad de luz de la hoja (PAR) influirá directamente en la velocidad en la que se produce la fotosíntesis (Figura 6.2). A medida que disminuye la cantidad de luz, la tasa de captación de carbono en la fotosíntesis disminuirá hasta un nivel en el que iguale la tasa de pérdida de carbono en la respiración. En este punto, la tasa de la fotosíntesis neta es cero. La intensidad de la luz (valor de PAR) a la que ello sucede se denomina **punto de compensación de la luz**. A intensidades de luz inferiores al punto de compensación, la tasa de la pérdida de carbono debida a la respiración es mayor que la tasa de captación en el proceso de la fotosíntesis y, en consecuencia, existe una pérdida neta de dióxido de carbono desde la hoja hacia la atmósfera.

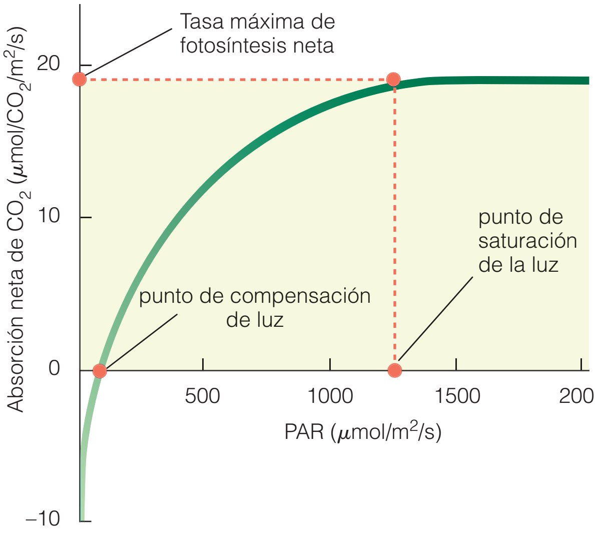


Figura 6.2 | Respuesta de la actividad fotosintética (eje *y*) a la luz disponible (eje *x*) (PAR: radiación activa fotosintética). El vegetal aumenta su tasa de fotosíntesis a medida que la intensidad lumínica aumenta hasta una tasa máxima conocida como el punto de saturación de la luz. El punto de compensación de la luz es el valor de PAR en el que la absorción de CO$_2$ para la fotosíntesis iguala la pérdida de CO$_2$ en la respiración.

A medida que las intensidades de la luz son mayores que el punto de compensación de la luz, la tasa de la fotosíntesis aumenta con el PAR y las reacciones lumínicas limitan la tasa de la fotosíntesis. Finalmente, la fotosíntesis resulta saturada por la luz y entonces las reacciones en la oscuridad limitan la tasa a la que se produce la fotosíntesis. Al valor de PAR, sobre el cual no se dan más aumentos en la fotosíntesis, se le conoce como el **punto de saturación de la luz**. En algunos vegetales adaptados a los ambientes extremadamente sombríos, la tasa fotosintética se reduce a medida que las intensidades de la luz exceden la saturación. Este efecto negativo de las elevadas intensidades de la luz, llamado **fotoinhibición**, pueden ser el resultado de una «sobrecarga» de los procesos comprendidos en las reacciones en presencia de luz.

6.3 | La fotosíntesis implica intercambios entre el vegetal y la atmósfera

El proceso de la fotosíntesis se produce en células especializadas en el interior de la hoja que se denominan células del **mesófilo**. Para que se produzca la fotosíntesis en las células del mesófilo, el CO$_2$ debe ser transportado desde la atmósfera exterior hacia el interior de la hoja. En los vegetales terrestres (tierra), el CO_2 ingresa a través de las aberturas de la superficie de la hoja, denominadas **estomas** (Figura 6.3) mediante el proceso de difusión.

La difusión consiste en el traslado de una sustancia desde las zonas de mayor a menor concentración (véase Cuantificando la ecología 4.1: Difusión y Ósmosis). Las concentraciones de CO_2 se describen frecuentemente en unidades de partes por millón (ppm) de aire. Una concentración de CO_2 de 355 ppm equivaldría a 355 moléculas de CO_2 por cada millón de moléculas de aire. Las sustancias fluyen desde las zonas de alta concentración hacia las zonas de baja concentración hasta que se igualan las concentraciones en las dos zonas. Siempre que la concentración de CO_2 en el aire exterior a la hoja sea mayor que aquel del interior de la hoja, el CO_2 continuará difundiéndose a través de los estomas.

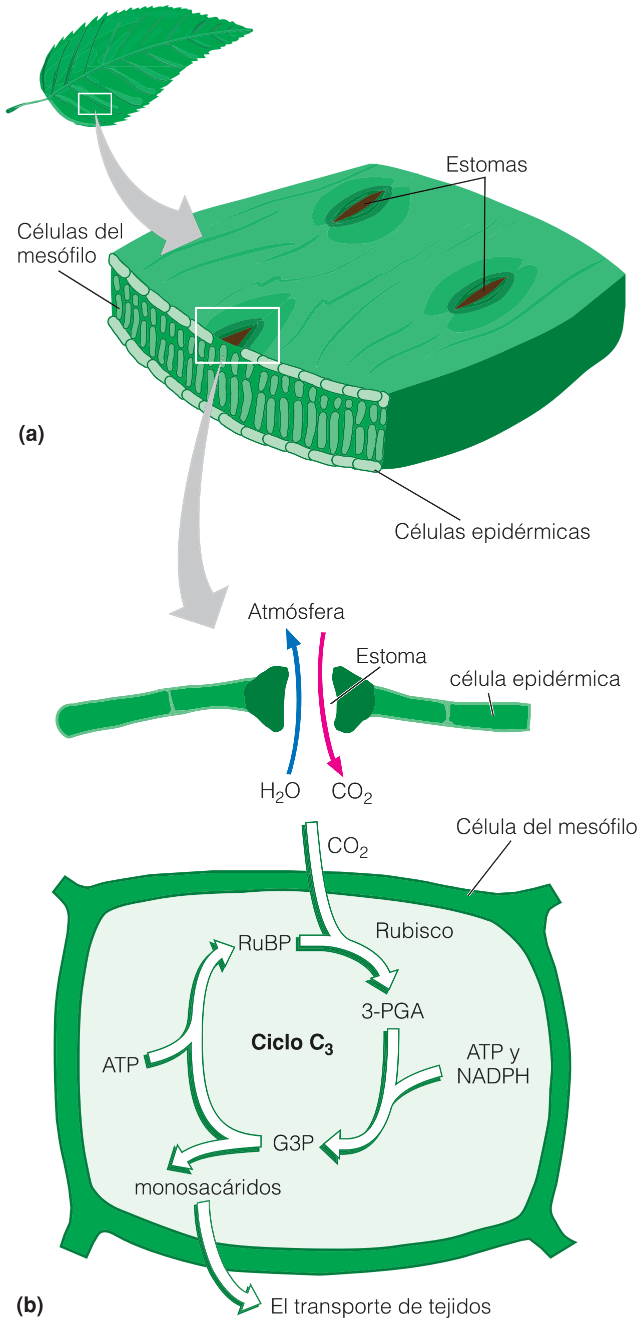


Figura 6.3 | **(a)** Sección transversal de una hoja, que muestra los estomas, las células del mesófilo y las células epidérmicas. **(b)** La ruta C_3 de la fotosíntesis. El dióxido de carbono proveniente de la atmósfera se difunde en el interior de la hoja a través de los estomas hacia las células del mesófilo, en donde se transforma en tres moléculas de carbono (3 = PGA).

¿Por qué razón, a medida que el CO_2 se difunde hacia el interior de la hoja a través de los estomas, las concentraciones de CO_2 dentro y fuera de la hoja no se equilibran? Mientras el CO_2 se transforma en azúcar durante el proceso de la fotosíntesis, la concentración en el interior de la hoja se reduce. Mientras se produzca la fotosíntesis, el gradiente se mantiene. Si la fotosíntesis se detuviese y los estomas permaneciesen abiertos, el CO_2 se difundiría hacia el interior de la hoja hasta que el CO_2 interno igualase la concentración externa.

Cuando la fotosíntesis y la demanda de CO_2 se reducen por alguna razón, los estomas tienden a cerrarse, con lo cual se reduce el flujo hacia el interior de la hoja. El motivo de este cierre yace en que el estoma desempeña una función doble. A medida que el CO_2 se difunde hacia el interior de la hoja a través del estoma, el vapor de agua existente dentro de la hoja se difunde hacia afuera por las mismas aberturas. A esta pérdida de agua a través del estoma se le denomina **transpiración**.

La velocidad a la que el agua se desplaza desde el interior de la hoja, a través de los estomas, hacia el exterior depende del gradiente de difusión del vapor de agua desde el interior hacia el exterior de la hoja. Como el CO_2, el vapor de agua se difunde desde las zonas de mayor concentración hacia las zonas de menor concentración, desde lo húmedo hacia lo seco. A efectos prácticos, el aire dentro de la hoja está saturado de agua, por lo tanto, la salida de agua es una función de la cantidad de vapor de agua existente en el aire, es decir, de la humedad relativa (véase el Apartado 3.6; Figura 3.16). Cuanto más seco es el aire (menor la humedad relativa), con mayor rapidez saldrá el agua del interior de la hoja a través del estoma hacia el aire externo circundante. La hoja debe reemplazar el agua perdida en la atmósfera, de lo contrario se marchitaría y moriría.

6.4 | El agua se desplaza desde el suelo, a través del vegetal, hacia la atmósfera

La tasa de crecimiento de las células vegetales y la eficacia de sus procesos fisiológicos son mayores cuando las células están en su máxima turgencia. Es decir, cuando están completamente hidratadas. Cuando disminuye el contenido de agua de la célula, se reduce la presión de la turgencia y se

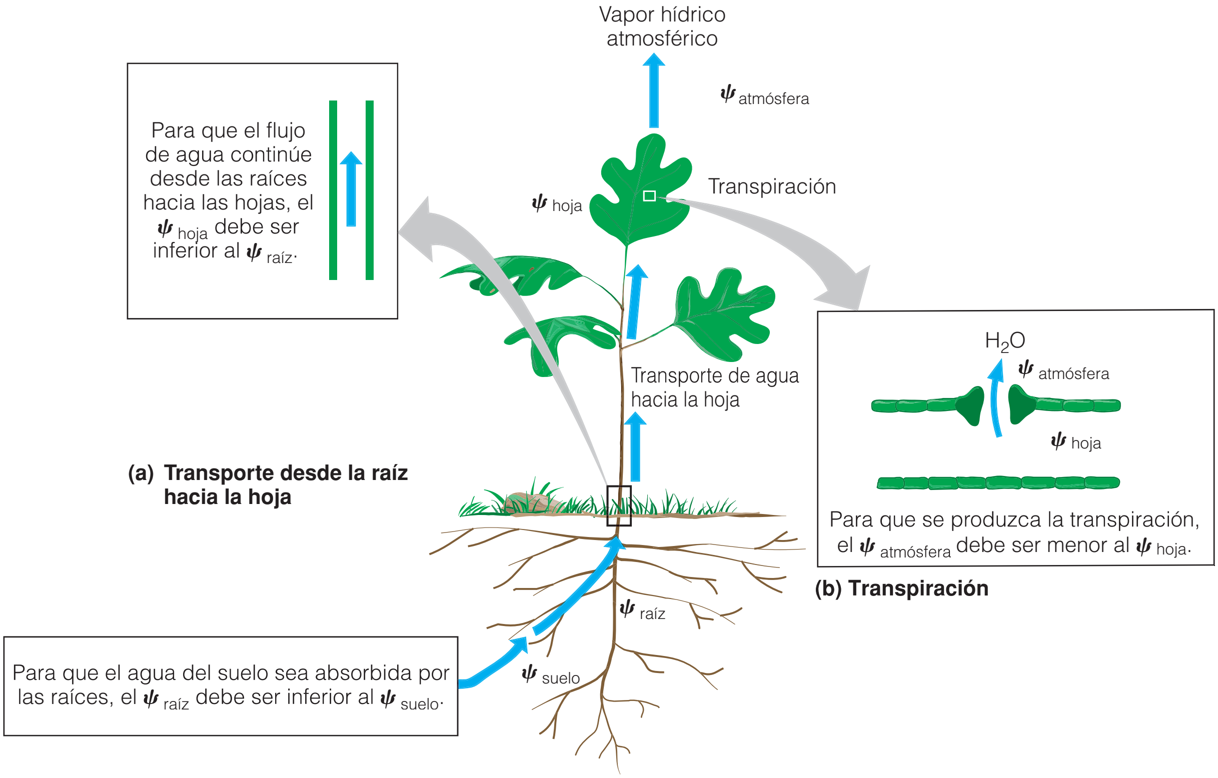

Vapor hídrico atmosférico
ψ atmósfera
Para que el flujo de agua continúe desde las raíces hacia las hojas, el ψ hoja debe ser inferior al ψ raíz.
ψ hoja
Transpiración
Transporte de agua hacia la hoja
H$_2$O
ψ atmósfera
ψ hoja
Para que se produzca la transpiración, el ψ atmósfera debe ser menor al ψ hoja.
(b) Transpiración
(a) Transporte desde la raíz hacia la hoja
ψ raíz
ψ suelo
Para que el agua del suelo sea absorbida por las raíces, el ψ raíz debe ser inferior al ψ suelo.

Figura 6.4 | El transporte de agua a lo largo del gradiente de potencial hídrico (ψ) del suelo hacia las hojas y hacia el aire. **(a)** Siempre que el potencial osmótico de las raíces sea inferior al del suelo, el $\psi_{\text{raíz}}$ será inferior que el ψ_{suelo}, y las raíces continuarán absorbiendo agua del suelo. **(b)** Siempre que la presión de vapor de la atmósfera (humedad relativa) sea inferior a la del aire del interior de la hoja, el $\psi_{\text{atmósfera}}$ será inferior al ψ_{hoja}, y la transpiración continuará.

produce el estrés hídrico, que oscila entre el marchitamiento y la deshidratación. Para que las hojas mantengan una turgencia máxima, la pérdida de agua hacia la atmósfera durante la transpiración se debe reemplazar con agua tomada del suelo por medio del sistema radicular del vegetal y transportada hacia las hojas. La doble función del estoma en la captación de CO_2 y la pérdida de agua (transpiración) conduce a un conflicto inevitable entre el mantenimiento de la turgencia y las elevadas tasas fotosintéticas a medida que disminuye la disponibilidad de agua.

Mientras la hoja pierde agua por medio de la transpiración, la turgencia de las células de la hoja se reduce, con lo cual se establece un gradiente de presión de la hoja hacia la superficie de la raíz-suelo. Esto produce un traslado de agua desde el suelo hacia la raíz y desde la raíz a través del tejido conductor hacia la hoja (Figura 6.4). El traslado de agua a través del continuo suelo-vegetal-atmósfera es pasivo y responde al gradiente de presión. En el caso de la transpiración, el intercambio de agua desde el interior de la hoja hacia la atmósfera es una función del gradiente de presión hidrostática representado por la diferencia en la presión absoluta del vapor de agua entre el interior de la hoja y el aire externo (véase el Apartado 6.3). Sin embargo, en las diversas transferencias de agua desde el suelo hacia la raíz y desde la raíz hacia la hoja, están implicadas otras fuerzas distintas a la presión hidrostática. Por esta razón, el concepto de potencial hídrico se utiliza para describir al gradiente de presión. El símbolo utilizado para representar al potencial hídrico es ψ, y se define en unidades de presión, generalmente megapascales (MPa). Como con la presión hidrostática, el agua fluye desde las zonas de elevado potencial hídrico hacia las zonas de bajo potencial hídrico. En la naturaleza, los valores del potencial hídrico generalmente oscilan desde cero, cuando el agua está libremente disponible, hasta valores crecientemente negativos. Por lo tanto, para que el agua fluya desde el suelo hacia las raíces, por medio de los tejidos conductores, hacia la hoja, y desde la hoja hacia la atmósfera, se debe mantener la siguiente condición:

$$\psi_{\text{atmósfera}} < \psi_{\text{hoja}} < \psi_{\text{raíz}} < \psi_{\text{suelo}}$$

El potencial hídrico total (ψ_w) de cualquier compartimento del continuo suelo-vegetal-atmósfera se puede dividir en una serie de componentes, uno de los cuales es la presión hidrostática (ψ_p) o potencial físico. Los otros componentes son el potencial osmótico (ψ_π) y el potencial mátrico (ψ_m).

Dado que las moléculas de agua (y otras sustancias) circulan a través de una membrana semipermeable, la difusión genera cierta cantidad de presión que hace que el traslado del agua a través de ella sea más lento. La cantidad de presión necesaria para detener su traslado a través de una membrana se llama **presión osmótica** (véase Cuantificando la ecología 4.1: Difusión y osmosis). La presión osmótica da cuenta de la turgencia lograda por las células vegetales cuando el suministro de agua es adecuado. A medida que los vegetales hacen frente a un estrés hídrico interno, la concentración de moléculas de agua en las células disminuye y el agua, cuando está disponible, se traslada desde la solución del suelo hacia el vegetal. La tendencia de una solución a atraer moléculas de agua de las zonas de elevada a baja concentración recibe el nombre de **potencial osmótico**. El potencial osmótico de una solución depende de su concentración (véase el Apartado 4.5). Cuanto mayor es la concentración de solutos (y, por ende, cuanto más baja es la concentración de moléculas de agua), menor es el potencial osmótico de la solución y mayor es su tendencia a obtener agua. El potencial osmótico constituye un componente principal de los potenciales totales del agua de la raíz y de la hoja.

El agua del suelo se traslada a lo largo del gradiente de potencial hacia las raíces, que poseen una concentración más alta de solutos y un menor potencial hídrico. El gradiente de potencial hídrico del suelo hacia la atmósfera evita que las raíces logren un equilibrio con el potencial hídrico del suelo y extrae el agua hacia el vegetal. Los vegetales absorben agua del suelo, donde se da el mayor potencial hídrico, hacia la atmósfera, en donde se encuentra el menor potencial hídrico (más negativo). Cuando la humedad relativa de la atmósfera disminuye por debajo del 100 por cien, el potencial hídrico de la atmósfera enseguida se vuelve negativo, con lo cual aumenta la capacidad del aire para evaporar el agua e impulsar la transpiración. Absorbida por el bajo potencial hídrico de la atmósfera, la humedad de la superficie de las células del mesófilo y la humedad existente entre ellas en la hoja se evapora y se escapa por el estoma. Con el fin de reemplazar el agua perdida, se extrae más agua desde el xilema (tubos conductores huecos en todo el vegetal) que se encuentra en las nervaduras de la hoja. La transpiración y el reemplazo de agua en la superficie celular tornan más negativo al potencial hídrico de la superficie. El potencial hídrico negativo se extiende de forma descendente hacia las finas radículas que están en contacto con los poros y las partículas del suelo. Esta tensión extrae agua desde la raíz hacia arriba por medio del tallo hasta la hoja. El potencial hídrico de la raíz disminuye de manera que se traslade una mayor cantidad de agua desde el suelo hacia la raíz.

La pérdida de agua por medio de la transpiración continúa siempre que la cantidad de energía que penetra en la hoja sea suficiente como para suministrar el calor latente necesario de evaporación, haya humedad disponible para las raíces en el suelo, y las raíces sean capaces de extraer agua del suelo. En la capacidad de campo (véase el Apartado 5.8), el agua está libremente disponible y el potencial hídrico del suelo es de cero o de casi cero. Mientras el agua es extraída del suelo, el contenido hídrico del suelo disminuye y el potencial hídrico del suelo (ψ_{suelo}) se vuelve más negativo.

A la tendencia del agua a adherirse a las superficies se la denomina **potencial mátrico**. A medida que disminuye el contenido hídrico del suelo, el agua restante se adhiere con mayor firmeza a las superficies de las partículas de suelo y el potencial mátrico se vuelve más negativo. Para un contenido hídrico dado, el potencial mátrico del suelo se ve influenciado fuertemente por su textura (véase la Figura 5.10). Los suelos compuestos por finas partículas, como por ejemplo arcillas, poseen un área superficial (por volumen de suelo) para que el agua se adhiera mayor que los suelos arenosos y, por ende, mantienen potenciales mátricos más negativos para el mismo contenido hídrico.

A medida que el potencial hídrico del suelo se vuelve más negativo, los potenciales hídricos de la raíz y de la hoja deben reducirse a fin de mantener el gradiente de potencial. Si la lluvia no recargase el agua del suelo y los potenciales del suelo continuaran disminuyendo, finalmente el vegetal no podría mantener el gradiente de potencial. Llegados a este punto, el estoma se cerrará para detener más pérdidas de agua por medio de la transpiración. Sin embargo, este cierre también implica detener la captura de CO_2. El potencial hídrico del suelo en el que se produce el cierre del estoma está en función de la capacidad del vegetal para reducir aun más los potenciales hídricos de la hoja sin interrumpir los procesos fisiológicos básicos. El valor del potencial hídrico de la hoja en el que se cierra el estoma y cesa la fotosíntesis neta varía entre las especies vegetales (Figura 6.5) y refleja las diferencias básicas en su bioquímica, fisiología y morfología.

La tasa de pérdida de agua varía con las condiciones ambientales diarias, tales como la humedad y la temperatura, como también con las características de los vegetales. La apertura y el cierre del estoma constituye probablemente el sistema regulador más importante para la pérdida de agua a través del vegetal. El compromiso entre la captación de CO_2 y la pérdida de agua a través del estoma da como resultado una conexión directa entre la disponibilidad hídrica en el suelo y la capacidad del vegetal para llevar a cabo la fotosíntesis. Con el fin de realizar la fotosíntesis, el vegetal debe abrir su estoma; pero cuando lo hace, perderá agua que deberá reemplazar. Si el agua escasea, el vegetal debe equilibrar la apertura y cierre del estoma, captando suficiente CO_2 mientras minimiza la pérdida de agua. Se denomina **eficiencia en el uso del agua** a la proporción de

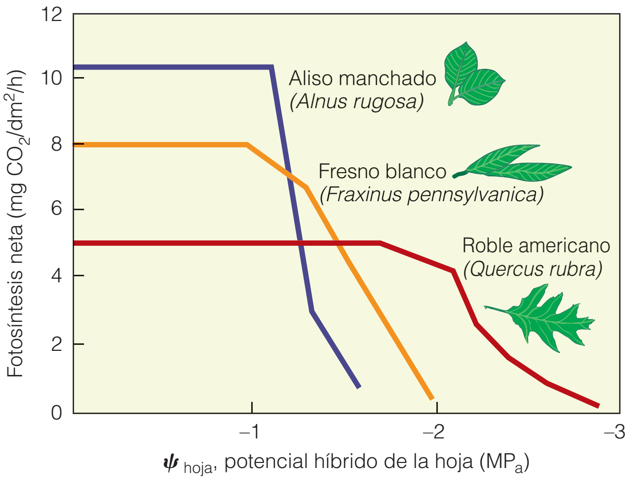


Figura 6.5 | Cambios en la fotosíntesis neta (eje *y*) como función del potencial hídrico de la hoja (ψ_{hoja}: eje *x*) para tres especies de árboles del Noreste de los Estados Unidos. La reducción en la fotosíntesis neta con la disminución de los potenciales hídricos de la hoja (valores más negativos) resulta principalmente del cierre de los estomas. A medida que el contenido hídrico del suelo disminuye, el vegetal debe reducir el potencial hídrico de la hoja para mantener el gradiente de manera que el agua pueda trasladarse desde el suelo hacia las raíces y desde las raíces hacia las hojas. Finalmente, se alcanza un punto en el que el vegetal ya no puede reducir más los potenciales hídricos de la hoja y los estomas se cerrarán para reducir la pérdida de agua.

carbono fijado (fotosíntesis) por unidad de pérdida de agua (transpiración).

Podemos ahora apreciar el compromiso al que se enfrentan los vegetales terrestres. Para realizar la fotosíntesis, el vegetal debe abrir el estoma con el fin de captar CO_2, pero al mismo tiempo, el vegetal perderá agua por el estoma hacia el exterior y el agua deberá reemplazarse por medio de las raíces del vegetal. Si la disponibilidad de agua para el vegetal es limitada, el vegetal deberá equilibrar la apertura y cierre del estoma a fin de permitir la captación de CO_2 mientras minimiza la pérdida de agua causada por la transpiración. Este equilibrio entre la fotosíntesis y la transpiración constituye una constricción extremadamente importante que ha regido la evolución de los vegetales terrestres e influye directamente en la productividad de los ecosistemas en diferentes condiciones ambientales (véase el Capítulo 20).

6.5 | El proceso de la captación de carbono difiere entre los vegetales acuáticos y terrestres

La diferencia principal en la captación de CO_2 y la asimilación entre los vegetales acuáticos y terrestres es la falta de estomas en los vegetales acuáticos sumergidos. El CO_2 se difunde desde la atmósfera hacia las aguas superficiales y se mezcla en la columna de agua. Una vez disuelto, el CO_2 reacciona con el agua para formar bicarbonato (HCO_3^-). Esta reacción es reversible y las concentraciones de CO_2 y bicarbonato tienden hacia un equilibrio dinámico (véase el Apartado 4.7). En los vegetales acuáticos, existe una difusión directa de CO_2 desde las aguas adyacentes hacia la hoja a través de la membrana celular. Una vez dentro, se produce el proceso de la fotosíntesis de manera muy similar a la anteriormente explicada para los vegetales terrestres.

Una de las diferencias radica en que algunos vegetales acuáticos también pueden utilizar bicarbonato como fuente de carbono. Sin embargo, los vegetales deben primero convertirlo en CO_2 con el uso de la enzima anhidrasa carbónica. Esta conversión se puede producir en dos formas: (1) el transporte activo de bicarbonato hacia la hoja seguido de la conversión a CO_2, o (2) la excreción de la enzima hacia las aguas adyacentes y la siguiente captación del CO_2 convertido a través de la membrana. A medida que el CO_2 es captado, su concentración en las aguas adyacentes a la hoja va disminuyendo. Puesto que la difusión de CO_2 en el agua es 10^4 veces más lenta que en el aire, puede agotarse fácilmente (bajas concentraciones) en las aguas adyacentes a la hoja, con lo cual las tasas de captación y fotosíntesis del vegetal se reducen. Esta constricción puede ser particularmente importante en aguas tranquilas, como por ejemplo, lechos densos de praderas marinas o piscinas intermareales rocosas.

6.6 | La temperatura de los vegetales refleja su balance energético con el medio ambiente circundante

Tanto la fotosíntesis como la respiración responden directamente a las variaciones en la temperatura (Figura 6.6). A medida que las temperaturas se elevan por encima del punto de congelación, las tasas de fotosíntesis y respiración aumentan. Inicialmente, la fotosíntesis aumenta más rápido que la respiración. Mientras que las temperaturas continúan elevándose, la tasa fotosintética alcanza un máximo relacionado con la respuesta a la temperatura de la enzima rubisco. Cuando las temperaturas continúan elevándose, la tasa fotosintética disminuye, y la tasa de respiración sigue aumentando. Cuando las temperaturas aumentan aun más, la respiración también disminuye a medida que las temperaturas alcanzan niveles críticos. La respuesta a la temperatura de la fotosíntesis neta es la diferencia entre la tasa de captación de carbono en la fotosíntesis y la tasa de pérdida de carbono en la respiración (véase la Figura 6.6). Tres valores describen la curva de respuesta a la temperatura: $T_{\text{mín}}$, T_{opt} y $T_{\text{máx}}$. $T_{\text{mín}}$ y $T_{\text{máx}}$ son, respectivamente, las temperaturas mínima y máxima a las que la fotosíntesis neta se

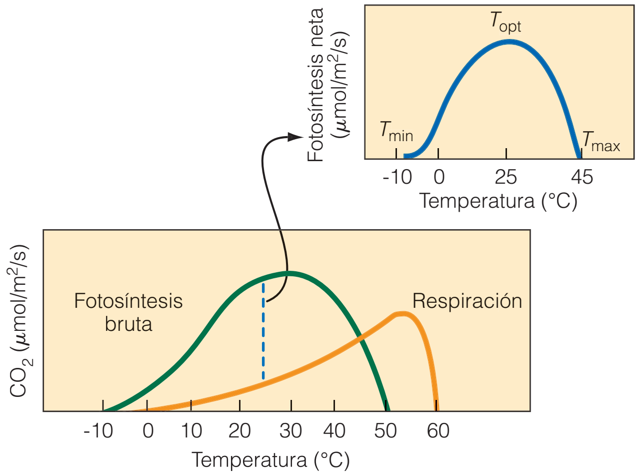


Figura 6.6 | La respuesta general de las tasas de fotosíntesis y de respiración frente a la temperatura. A cualquier temperatura, la diferencia entre estas dos tasas es la tasa de fotosíntesis neta (tasa de absorción neta de CO_2). Aquí, la temperatura óptima para la fotosíntesis se halla entre los 20 °C y los 30 °C.

aproxima a cero, es decir que no se produce ninguna absorción neta de carbono. La T_{opt} es la temperatura, o el rango de temperaturas, sobre la cual la absorción neta de carbono está en su punto máximo.

Es la temperatura de la hoja, no la del aire, la que controla la tasa de la fotosíntesis y respiración, y la temperatura de la hoja es una función del intercambio de energía (radiación) entre la hoja y su entorno ambiental. Los vegetales absorben la radiación de onda corta (solar) como también la de onda larga (térmica) (véase el Apartado 4.1). Los vegetales reflejan algo de esta radiación solar y emiten una radiación de onda larga de regreso hacia la atmósfera. La diferencia entre la radiación que recibe un vegetal y la radiación que ese vegetal refleja y emite hacia el entorno ambiental es el balance energético neto del vegetal (R_n). El balance energético neto de un vegetal es análogo al concepto del equilibrio energético de la Tierra presentado en el Capítulo 3 (véase la Figura 3.3). De la radiación neta absorbida por el vegetal, una parte se utiliza en los procesos metabólicos y se almacena en los enlaces químicos; es decir, en los procesos de la fotosíntesis y la respiración. Esta cantidad es bastante pequeña, generalmente inferior al 5 por ciento del R_n. La energía restante calienta las hojas y al aire circundante. En un día claro y soleado, la cantidad de energía que absorben los vegetales puede elevar las temperaturas internas de las hojas considerablemente por sobre la temperatura ambiente (temperatura del aire o del agua). Las temperaturas internas de las hojas puede superar a la temperatura óptima para la fotosíntesis y posiblemente alcance niveles críticos (Figura 6.6).

Con el fin de mantener las temperaturas internas dentro del rango de tolerancia (fotosíntesis neta positiva), los vegetales deben disipar el calor hacia el ambiente circundante. Los vegetales terrestres pierden calor por convección y evaporación y los vegetales acuáticos, principalmente por convección (véase Cuantificando la ecología 7.1: Intercambio térmico y regulación de la temperatura). Recuérdese de acuerdo con el Capítulo 3 que la convección consiste en la transferencia de la energía de calor entre un sólido y un fluido en movimiento. La pérdida por convección depende de la diferencia entre la temperatura de la hoja y el fluido circundante (aire o agua). Si la temperatura de la hoja es superior a la del aire circundante, la hoja pierde calor emanándolo hacia el aire que circula sobre ella. La evaporación se produce en el proceso de la transpiración. Como los vegetales transpiran agua por sus hojas hacia la atmósfera circundante por medio del estoma, las hojas pierden energía y su temperatura disminuye debido al enfriamiento por evaporación (véase el Apartado 4.2).

El tamaño y la forma de las hojas influye en la capacidad de los vegetales para intercambiar calor mediante la convección (véase Cuantificando la ecología 7.1: Intercambio térmico y regulación de la temperatura). Las hojas profundamente lobuladas, como las de algunos robles, y las hojas compuestas pequeñas pierden el calor de forma más efectiva que las hojas más amplias no lobuladas (Figura 6.7). Estas últimas exponen al aire un área superficial mayor por

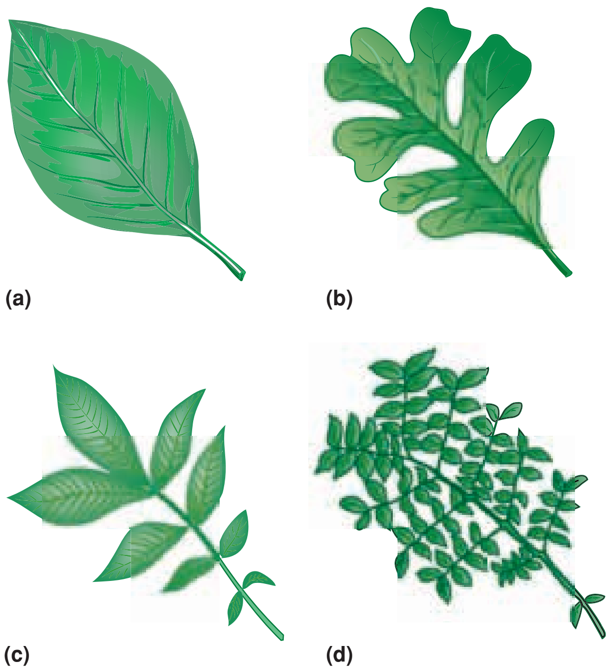


Figura 6.7 | Cuatro categorías generales de formas de hojas: **(a)** entera, **(b)** lobulada, **(c)** compuesta simple, y **(d)** doble compuesta. Para un volumen o masa dada de hoja, cuanto mayor es el área superficial expuesta al aire circundante, mayor es el potencial para el intercambio de energía calórica a través de la convección (véase Cuantificando la ecología 7.1: Intercambio térmico y regulación de la temperatura).

volumen de hoja para el intercambio de calor. La capacidad de los vegetales terrestres para disipar el calor mediante la evaporación depende de la tasa de transpiración, que se ve influenciada tanto por la humedad relativa del aire como por la disponibilidad del agua para el vegetal.

6.7 | El carbono absorbido en la fotosíntesis se destina a la producción de tejidos vegetales

Dado que las hojas absorben dióxido de carbono en el proceso de la fotosíntesis y producen dióxido de carbono en el proceso de la respiración, se puede utilizar un enfoque simple y económico para explorar el balance de estos dos procesos. Este enfoque se conoce como **balance del carbono**. Hasta aquí, nuestra exposición sobre el balance del carbono de los vegetales se ha centrado en la fotosíntesis neta: el balance entre los procesos de la fotosíntesis y la respiración en las hojas de los vegetales verdes. Sin embargo, los vegetales no se componen solamente de hojas sino que también tienen raíces y tejidos de sostén, como por ejemplo, tallos. De acuerdo con nuestro modelo económico simple, la absorción neta de carbono por todo el vegetal será la diferencia entre la absorción de carbono en la fotosíntesis menos la pérdida de carbono en la respiración (Figura 6.8a). La absorción total de carbono o la ganancia por unidad de tiempo será el producto de la tasa promedio de la absorción de carbono en la fotosíntesis por unidad de área de la hoja (superficie fotosintética) multiplicado por el área superficial total de las hojas. Puesto que todas las células vivas respiran, la pérdida total de carbono en la respiración por unidad de tiempo será función de la masa total del tejido vivo; es decir, la suma de los tejidos de las hojas, del tallo y de la raíz. La ganancia neta de carbono para la totalidad del vegetal por unidad de tiempo es la diferencia entre estos dos valores (ganancia de carbono y pérdida de carbono). Esta ganancia neta de carbono es entonces destinada a múltiples procesos. Parte del carbono se utilizará en el mantenimiento y el resto, en la síntesis

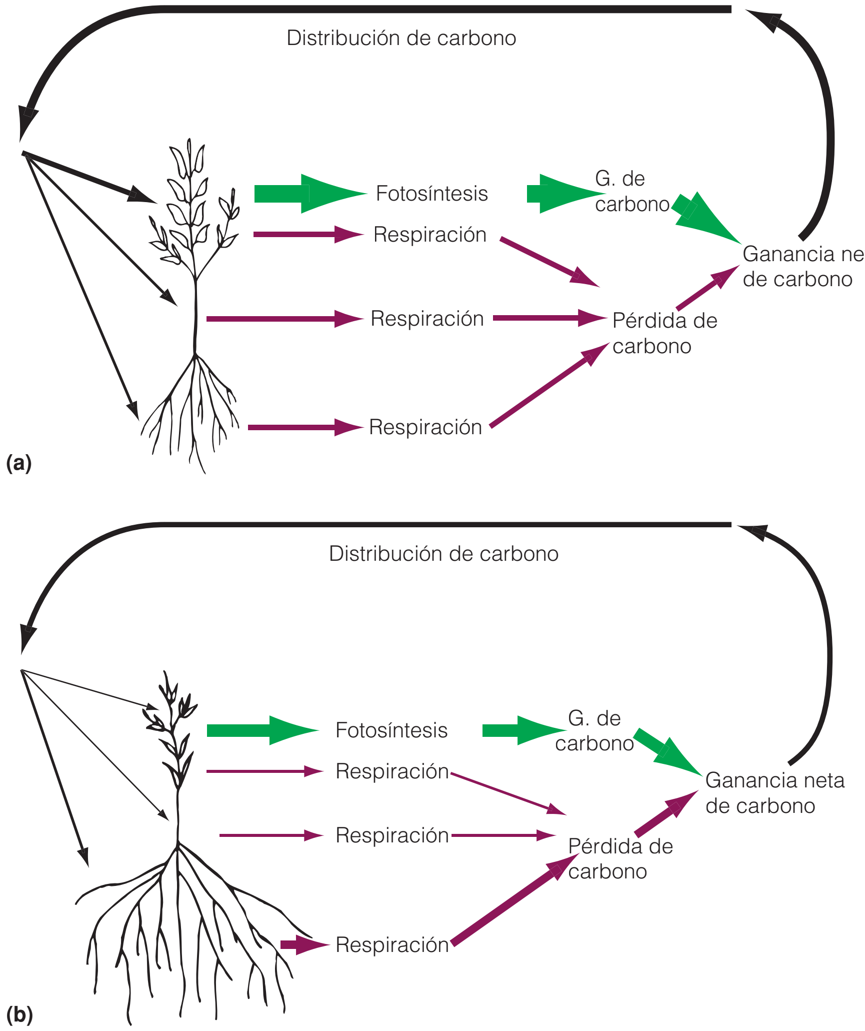


Figura 6.8 | La ganancia neta de carbono de un vegetal es la diferencia entre la ganancia de carbono en la fotosíntesis y la pérdida de carbono en la respiración. Dado que las hojas (o más generalmente, los tejidos fotosintéticos) son los responsables de la obtención de carbono, mientras todos los tejidos vegetales respiran (hojas, tallo y raíces), la ganancia neta de carbono estará directamente influenciada por el patrón de distribución de carbono a la producción de diferentes tejidos de la planta). **(a)** el aumento en la distribución hacia las hojas aumentará la ganancia de carbono (fotosíntesis) respecto de la pérdida de carbono (respiración) y, por ende, aumentará la ganancia neta de carbono. **(b)** El aumento en la distribución hacia las raíces tendrá el efecto opuesto, ya que disminuirá la ganancia de carbono respecto de la pérdida de carbono. El resultado es una ganancia neta de carbono inferior por parte del vegetal.

de nuevos tejidos en el desarrollo y la reproducción del vegetal.

El modo en el que se distribuya la ganancia neta de carbono tendrá una gran influencia en la supervivencia, desarrollo y reproducción del vegetal. La adquisición de los recursos esenciales para sustentar la fotosíntesis y el crecimiento implica diferentes tejidos vegetales. El tejido de la hoja es la superficie fotosintética, que provee acceso a los recursos esenciales de luz y CO_2. El tejido de la raíz facilita el acceso a los recursos subterráneos, como por ejemplo agua y nutrientes del suelo, así como también sirve para anclar el vegetal al suelo. El tejido del tallo proporciona el sostén vertical que eleva las hojas por encima del suelo y aumenta el acceso de la luz al reducir la posibilidad de quedar en la sombra de los vegetales más altos (véase el Apartado 5.2). También, proporciona el tejido conductor necesario para trasladar el agua y los nutrientes desde las raíces hacia las otras partes del vegetal. De acuerdo con lo expuesto en los apartados que siguen, la disponibilidad de estos recursos esenciales para el crecimiento de los vegetales influye en el destino del carbono para la producción de los diversos tejidos.

En condiciones ideales (sin limitaciones de recursos), la asignación de carbono a la producción del tejido de la hoja promoverá un crecimiento más rápido. El aumento de la asignación hacia el tejido de la hoja aumenta la superficie fotosintética, que aumenta la tasa de absorción de carbono así como también la pérdida de carbono en virtud de la respiración. La distribución hacia todos los demás tejidos, como por ejemplo el tallo y la raíz, incrementa la tasa de respiración pero no aumenta directamente la capacidad para la captación de carbono a través de la fotosíntesis. La consecuencia es una reducción en la ganancia neta de carbono por parte del vegetal (Figura 6.8b). Sin embargo, la asignación de carbono para la producción del tejido de la raíz y el tallo es esencial para adquirir los recursos claves necesarios para el mantenimiento de la fotosíntesis y el crecimiento. A medida que estos recursos comienzan a escasear, es cada vez más necesario destinar el carbono a la producción de estos tejidos en perjuicio de la producción de la hoja. Las implicaciones de estos cambios en los patrones de la distribución del carbono será abordada en los siguientes apartados.

6.8 | Las constricciones impuestas por el ambiente físico han resultado en un amplio abanico de adaptaciones vegetales

En la segunda parte (Capítulos 3-5), exploramos la variación en el ambiente físico sobre la superficie de la Tierra: la salinidad, la profundidad y el flujo de agua; los patrones temporales y espaciales en el clima (precipitación y temperatura); y las variaciones en la geología y los suelos. En todos excepto en aquellos ambientes más extremos, los autótrofos, vegetales verdes, utilizan la energía solar para provocar la conversión del dióxido de carbono en glucosa mediante el proceso de la fotosíntesis. Para la supervivencia, el crecimiento y la reproducción, los vegetales deben mantener un balance de carbono positivo, convirtiendo una cantidad suficiente de dióxido de carbono en glucosa para compensar los gastos de la respiración (fotosíntesis > respiración). Para ello, un vegetal debe adquirir los recursos esenciales de luz, dióxido de carbono, agua y nutrientes minerales, y tolerar otros aspectos del ambiente que influyen directamente en los procesos básicos del vegetal, tales como la temperatura, salinidad y el pH. Si bien se han expuesto e incluso estudiado como si fueran independientes entre sí, las adaptaciones de los vegetales a estos aspectos del ambiente no son independientes, por razones relacionadas tanto con el ambiente físico como con los vegetales mismos.

Muchas de las características del medio ambiente físico que influyen directamente en los procesos vegetales dependen entre sí. Por ejemplo, la luz, la temperatura y los ambientes húmedos están todos conectados a través de una diversidad de procesos físicos expuestos en los Capítulos 3-5. La cantidad de radiación solar no solamente influye en la disponibilidad de la luz (PAR) requerida para la fotosíntesis, sino que también influye directamente en la temperatura de la hoja y sus alrededores. Además, la temperatura del aire influye directamente en la humedad relativa, que constituye una característica clave que influye en la tasa de transpiración y evaporación de agua desde el suelo (véase el Apartado 3.6, Figura 3.17). Por esta razón, vemos una correlación en las adaptaciones de los vegetales a las variaciones en estos factores ambientales. Los vegetales adaptados a los ambientes secos y soleados deben poder manejar la mayor demanda de agua asociada con las temperaturas más elevadas y una menor humedad relativa y presentan características tales como hojas más pequeñas y una mayor producción de raíces.

En otros casos, existen conflictos en la capacidad de los vegetales para adaptarse a las limitaciones impuestas por los múltiples factores ambientales, particularmente los recursos. Uno de los más importantes de estos conflictos reside en la adquisición de los recursos subterráneos y aéreos. El carbono destinado a la producción de hojas y tallos proporciona un aumento en el acceso a los recursos de luz y dióxido de carbono pero a expensas del carbono destinado a la producción de las raíces. Asimismo, la destinación a la producción de las raíces mejora el acceso al agua y a los nutrientes del suelo pero limita la producción de hojas y, por ende, la tasa de obtención de carbono en la fotosíntesis. El conjunto de características (adaptaciones) que permiten que un vegetal sobreviva, crezca y se reproduzca exitosamente bajo un conjunto de condiciones ambientales limita inevitablemente su capacidad para desenvolverse bien bajo diferentes condiciones ambientales. Exploramos las consecuencias de esta premisa simple en los siguientes apartados.

6.9 | Las especies vegetales se adaptan tanto a la elevada luminosidad como a la baja luminosidad

Si bien la cantidad de radiación solar que llega a la superficie de la Tierra varía diaria, estacional y geográficamente (Apartado 3.2), uno de los factores principales que influye en la cantidad de luz (PAR) que recibe un vegetal es la presencia de otros vegetales por medio de la sombra (véase el Apartado 5.2 y Cuantificando la ecología 5.1: Ley de Beer y la atenuación de la luz). Aunque la cantidad de luz que alcanza a un vegetal individual varía continuamente en función del área de las hojas que están sobre él, los vegetales viven en uno de los dos ambientes de luz cualitativamente diferentes, sol o sombra, según si se encuentran tapadas por otras plantas. Los vegetales han desarrollado un rango de adaptaciones fisiológicas y morfológicas que permiten a los individuos sobrevivir, crecer y reproducirse en estos dos ambientes de luz diferentes.

La relación entre la disponibilidad de la luz y la tasa de fotosíntesis varía entre los vegetales (Figura 6.9). Los vegetales que crecen en ambientes sombríos suelen tener un punto de compensación de la luz inferior, un punto de saturación de la luz inferior y una tasa máxima de fotosíntesis inferior a aquellos de los vegetales que crecen en ambientes de elevada luminosidad.

Estas diferencias están relacionadas, en parte, con las menores concentraciones de la enzima fotosintética rubisco (véase el Apartado 6.1) hallado en los vegetales crecidos a la sombra. Los vegetales deben gastar una gran cantidad de energía y nutrientes para producir la rubisco y otros componentes del aparato fotosintético. En ambientes sombríos, la poca cantidad de luz, pero no la disponibilidad de rubisco para catalizar la fijación de CO_2, limita la tasa en la que puede producirse la fotosíntesis. Como consecuencia, el vegetal produce menos rubisco. Por el contrario, aumenta frecuentemente la producción de clorofila, es decir el

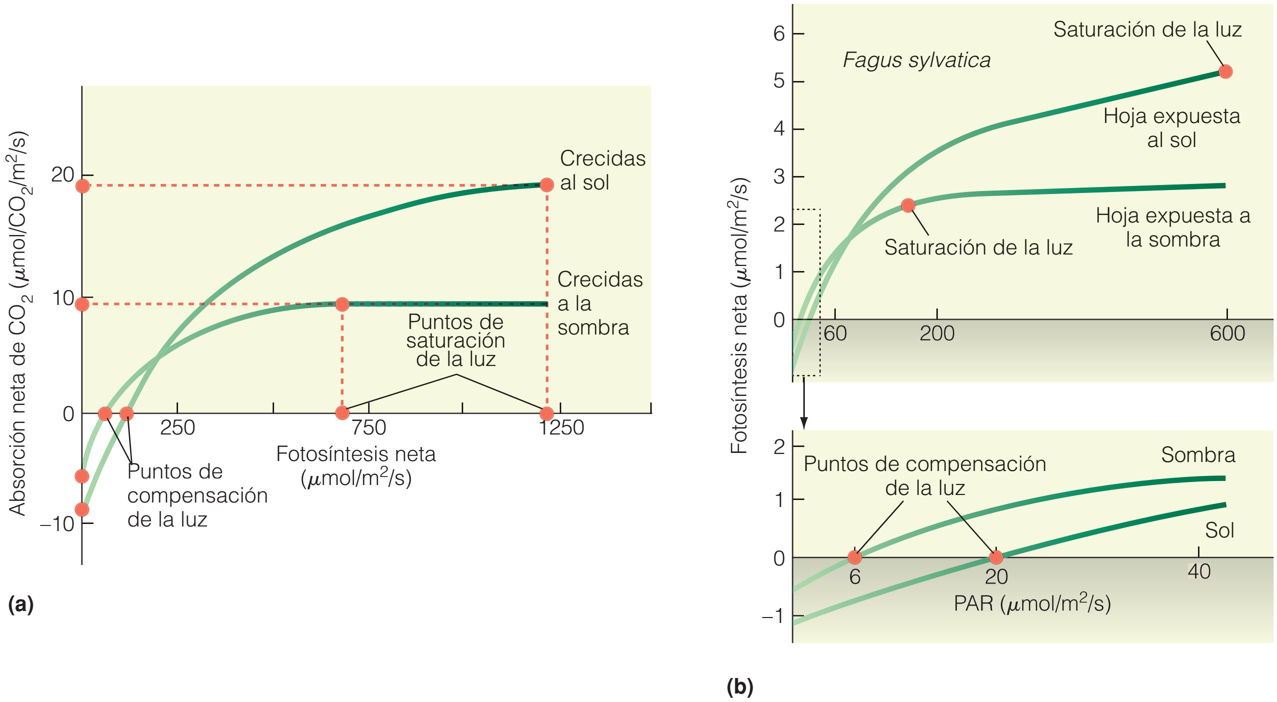


Figura 6.9 | **(a)** Patrones generales de la respuesta fotosintética frente a la disponibilidad de luz (radiación fotosintéticamente activa; PAR) para los vegetales que crecen en ambientes de sol y sombra. Los vegetales que crecen a la sombra generalmente tienen un punto de compensación de la luz inferior y un punto de saturación de la luz inferior a los de los vegetales que crecen al sol. Estas mismas diferencias en la respuesta fotosintética a la luz también se observan cuando se comparan las especies vegetales tolerantes a la sombra (adaptadas a la sombra) con las intolerantes a la sombra (adaptadas al sol). **(b)** Ejemplo de cambio en las características fotosintéticas de las hojas de sol y de sombra para *Fagus sylvatica*. La hoja expuesta al sol pertenece a la periferia de la bóveda en la que las hojas están expuestas a la plena luz solar. La hoja expuesta a la sombra pertenece al interior sombrío de la bóveda. El recuadro ampliado muestra las regiones de las curvas de respuesta por debajo de 50 µmol/m²/s, para ilustrar las diferencias en los puntos de compensación de la luz. (Adaptado de Larcher 1995.)

pigmento absorbente de luz de las hojas. El reducido coste de energía para producir la enzima rubisco y otros compuestos implicados en la fotosíntesis sirve para disminuir la tasa de respiración de las hojas. Puesto que el punto de compensación de la luz es el valor del PAR necesario para mantener la fotosíntesis en una tasa que compense exactamente la pérdida de CO_2 en la respiración (fotosíntesis neta = 0), la tasa de respiración inferior se compensa mediante una menor tasa de fotosíntesis, que requiere menos luz. El resultado es un punto de compensación de la luz más bajo. Sin embargo, la misma reducción en las concentraciones de la enzima limita la tasa máxima en la que se puede producir la fotosíntesis cuando la luz es abundante (PAR elevado). De esta manera, disminuye el punto de saturación de la luz y la tasa máxima de fotosíntesis.

El trabajo del ecólogo Stuart Davies de la Universidad de Harvard ilustra este compromiso entre la respiración de la hoja, el punto de compensación de la luz, y la tasa máxima de fotosíntesis neta en condiciones de elevada y baja cantidad de luz. Davies examinó la respuesta de nueve especies de árboles del género *Macaranga* que habitan las selvas de Borneo (Malasia) frente a las variaciones en la luminosidad ambiental. Davies sembró plántulas de las nueve especies en un invernadero bajo dos intensidades de luz: elevada (PAR diario total de 21,4 mol/m^2/día) y baja (7,6 mol/m^2/día). El tratamiento a la sombra (baja) se creó mediante una tela que daba sombra. Tras un periodo de aproximadamente 6 meses, midió la fotosíntesis neta registrada bajo diversas intensidades de luz (valores de PAR) para las plántulas de cada especie crecida bajo una intensidad de luz alta y baja. Las curvas resultantes de la respuesta a la luz, como por ejemplo las presentadas en la Figura 6.2, se utilizaron para estimar los valores de la respiración de las hojas, el punto de compensación y la tasa máxima de fotosíntesis neta a la saturación de luz. Se representa la comparación de las nueve especies en la Figura 6.10.

La tasa de respiración de las hojas para las plántulas cultivadas en condiciones de baja intensidad de luz fue significativamente menor que el valor correspondiente para los individuos de la misma especie cultivadas en condiciones de elevada luminosidad (Figura 6.10a). Esta reducción en la tasa de respiración de las hojas estuvo acompañada por una disminución en el punto de compensación de la luz (Figura 6.10b) y la tasa máxima de fotosíntesis neta bajo condiciones de saturación lumínica (Figura 6.10c). Estos cambios en las características fotosintéticas de las hojas de los vegetales

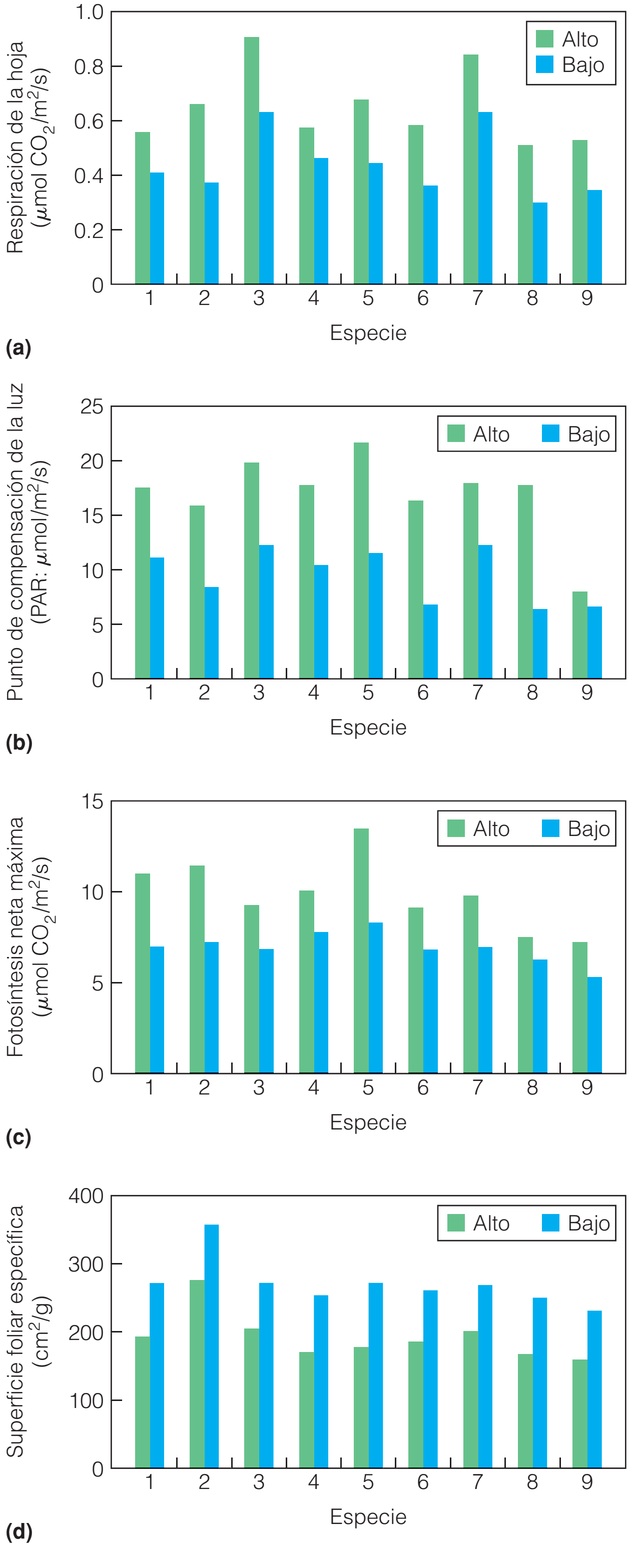


Figura 6.10 | Variación en **(a)** la tasa de respiración de la hoja, **(b)** el punto de compensación de la luz, **(c)** la tasa de fotosíntesis neta saturada de luz, y **(d)** la superficie foliar específica para las plántulas de nueve especies de árboles del género *Macaranga* crecidos en ambientes lúminicos de marcado contraste (elevada luminosidad: 21,4 mol/m^2/día; baja luminosidad: 7,6 mol/m^2/día). Las nueve especies de *Macaranga* habitan los bosques de Borneo, Malasia. Clave de las especies: (1) *M. hosei*, (2) *M.winkleri*, (3) *M. gigantea*, (4) *M. hypoleuca*, (5) *M. beccariana*, (6) *M. triloba*, (7) *M. trachyphylla*, (8) *M. hulletti*, y (9) *M. lamellata*. (Adaptado de Davies 1998.)

cultivados en ambientes de alta y baja luminosidad también estuvieron acompañados por cambios en la morfología (estructura) de las hojas.

Se denomina área foliar específica (AFE; cm^2/g) a la razón entre el área superficial (cm^2) y el peso (g) para una hoja. El valor del AFE representa el área superficial foliar producido por gramo de biomasa (o carbono) destinada a la producción de hojas. Los vegetales que crecen en condiciones de baja luz generalmente producen hojas con un mayor área foliar específica. En el experimento realizado por Davies, el AFE aumentó para las nueve especies cuando crecieron bajo condiciones de poca luz (Figura 6.10d). En general, las hojas que crecieron en condiciones de luz reducida son más grandes (en cuanto al área superficial) y más delgadas que aquellas que crecieron con intensidades elevadas de luz (figura 6.11). El cambio en la estructura de la hoja aumenta efectivamente el área superficial para captar la luz (el recurso limitante) por unidad de biomasa asignada a la producción de hojas.

Además de producir hojas más anchas y más delgadas, los vegetales que crecen en condiciones de sombra destinan una mayor proporción de su ganancia neta de carbono a la producción de hojas y una proporción menor a las raíces (Figura 6.12). De igual modo que con los cambios en la morfología de las hojas (hojas más amplias y delgadas), este cambio en la distribución de recursos desde las raíces hacia las hojas aumenta el área superficial para la intercepción de la luz. El aumento en el área foliar (área superficial fotosintética) puede compensar parcialmente la disminución en las tasas fotosintéticas por unidad de superficie foliar en condiciones de poca luz, lo cual permite que el vegetal mantenga un balance de carbono positivo y un crecimiento continuo (véase Cuantificando la ecología 6.1: Tasa de crecimiento relativo).

Los patrones en la respuesta fotosintética y morfológica frente a las variaciones en el ambiente de luz descritas anteriormente pueden darse entre vegetales de la misma especie cultivados bajo condiciones de luz diferentes (como en las Figuras 6.11 y 6.12) e incluso entre las hojas de la misma planta con diferentes exposiciones a la luz (como en las Figuras 6.7b y 6.11). Este cambio en la fisiología o forma de un organismo en respuesta a los cambios en las condiciones ambientales es una forma de plasticidad fenotípica (véase el Apartado 2.3). Sin embargo, estas diferencias son más pronunciadas entre las especies de vegetales adaptados a los ambientes de luz elevada y baja (véase Perfil de investigadores: Kaoru Kitajima). Estas adaptaciones representan diferencias genéticas (genotípicas) en la respuesta potencial de la especie vegetal al ambiente de luz. A las especies vegetales adaptadas a los ambientes de elevada luminosidad se les denomina especies **intolerantes a la sombra**, o especies adaptadas al sol. A las especies vegetales adaptadas a los ambientes de baja luz se les denomina especies **tolerantes a la sombra**, o especies adaptadas a la sombra.

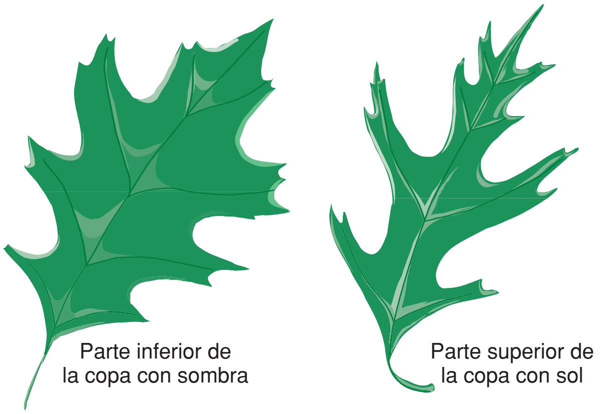


Figura 6.11 | Ejemplo de la respuesta de la forma de la hoja (morfología) al ambiente de luz en el que se desarrolló. Las hojas del Roble Americano (*Quercus rubra*) varían en tamaño y forma desde la parte superior a la parte inferior del árbol. Las hojas en la parte superior de la copa reciben niveles más elevados de radiación solar y experimentan mayores temperaturas que aquellas que crecen en la parte inferior. Las hojas de la parte superior son más pequeñas, más gruesas y más lobuladas que las que crecen en la parte inferior. Esta morfología contribuye a la pérdida de calor por medio de la convección. Por el contrario, las hojas más grandes y más delgadas de la parte inferior aumentan el área superficial para captar la luz.

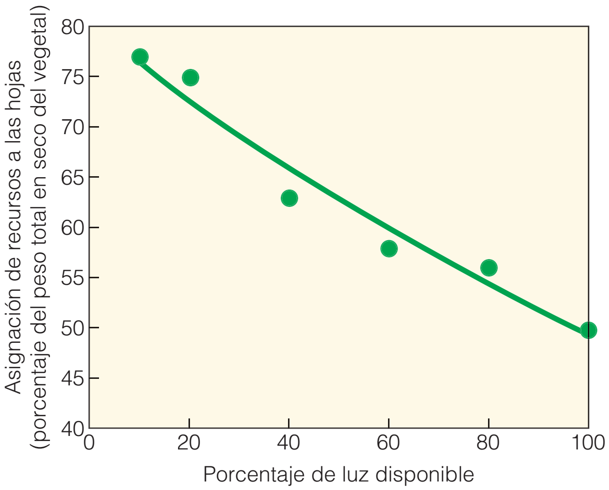


Figura 6.12 | Cambios en la asignación de recursos hacia las hojas para las plántulas de pimienta de hojas amplias (*Eucalyptus dives*) que han sido cultivadas en diferentes ambientes de luz en el invernadero. La asignación a las hojas se expresa como porcentaje del peso total en seco del vegetal en la cosecha. Cada punto representa la respuesta promedio de cinco plántulas. La disponibilidad de la luz se expresa como porcentaje de la luz solar total. Los niveles de sombra se controlaron con una tela para hacer sombra de diversas densidades. El aumento en la asignación hacia las hojas junto con la producción de hojas más delgadas actúa para aumentar la superficie fotosintética para captar la luz. (Adaptado de Smith et al., 2002.)

Las variaciones en la tasa de la fotosíntesis, respiración y crecimiento que caracterizan a las especies vegetales adaptadas a los diferentes ambientes de luz, se ilustran en la obra del ecólogo vegetal Peter Reich y sus colegas de la Universidad de Minnesota, quienes examinaron las características de nueve especies de árboles que habitan los bosques fríos del Noreste de América del Norte (bosque boreal). Las especies difieren ampliamente en cuanto a la tolerancia a la sombra desde especies muy tolerantes a las condiciones sombrías hasta las muy intolerantes. Las plántulas de las nueve especies se cultivaron en el invernadero y se realizaron mediciones de la máxima tasa fotosintética neta en condiciones de saturación lumínica, la tasa de respiración foliar y la tasa de crecimiento relativo (tasa de crecimiento por unidad de biomasa vegetal; véase Cuantificando la ecología 6.1: Tasa de crecimiento relativo) durante el transcurso del experimento (Figura 6.13). Las especies adaptadas a ambientes de menor luminosidad (tolerantes a la sombra) se caracterizan por presentar tasas máximas de fotosíntesis neta, respiración foliar y de crecimiento relativo inferiores a aquellas de las especies adaptadas a ambientes más luminosos (intolerantes a la sombra).

La diferencia en las características fotosintéticas entre las especies tolerantes a la sombra e intolerantes a la sombra influye no solamente en las tasas de ganancia neta de carbono y de crecimiento sino también y, fundamentalmente, en la capacidad de los individuos para sobrevivir en los ambientes menos luminosos. Esta relación está ilustrada en la obra de Caroline Augspurger de la Universidad de Illinois, quien realizó una serie de experimentos diseñados con el fin de examinar la influencia de la disponibilidad lumínica sobre la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de una diversidad de especies arbóreas, tanto tolerantes como intolerantes a la sombra, que habitan las selvas tropicales de Panamá. Augspurger cultivó plántulas de árboles de cada especie bajo dos intensidades lumínicas. Estos dos tratamientos imitan las condiciones halladas en el ambiente sombrío de una bóveda de bosque continuo (tratamiento en sombra) o en el ambiente de mayor luminosidad en las aberturas o huecos de la bóveda causados por la muerte de árboles grandes (tratamiento al sol). Ella continuó el experimento durante un año, controlando la supervivencia y el crecimiento de las plántulas semanalmente. Los resultados de dos especies contrastantes, es decir tolerante a la sombra e intolerante a la sombra, se presentan en la Figura 6.14.

La especie tolerante a la sombra (*Ceiba pentandra*) mostró poca diferencia en las tasas de supervivencia y crecimiento bajo condiciones de luz y sombra. Por el contrario, las tasas de supervivencia y crecimiento de la especie intolerante a la sombra (*Myroxylon balsamum*) fueron críticamente reducidas en condiciones de sombra. Estas diferencias observadas son el resultado directo de la diferencia en las adaptaciones relacionadas con la fotosíntesis y la distribución de carbono explicadas anteriormente. La tasa superior de fotosíntesis en condiciones de saturación de luz da como resultado una tasa de crecimiento alta para las especies intolerantes a la sombra en el medio ambiente de elevada luminosidad.

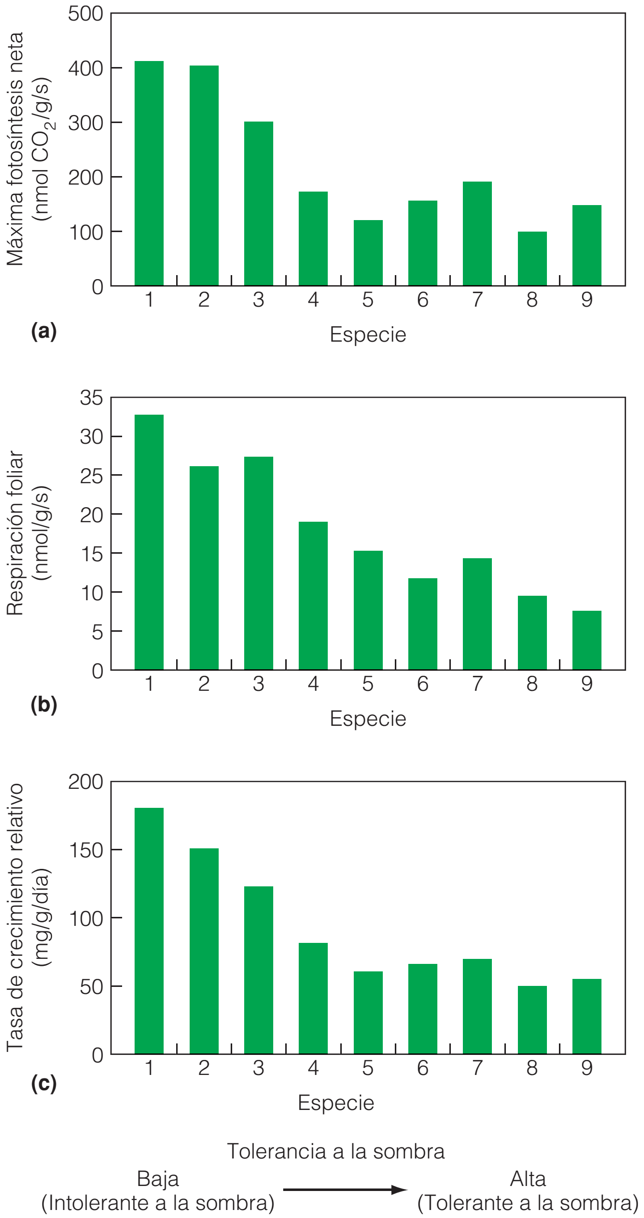


Figura 6.13 | Diferencias en las tasas de **(a)** fotosíntesis saturada de luz, **(b)** respiración foliar, y **(c)** tasa de crecimiento relativo para nueve especies de árboles que habitan los bosques del noreste de América del Norte (zona boreal). Las especies se clasifican desde superiores (intolerantes a la sombra) hasta inferiores (tolerantes a la sombra) en términos de tolerancia a la sombra. Códigos de especies: (1) *Populus tremuloides* (Temblón americano), (2) *Betula papyrifera*, (3) *Betula allegheniensis*, (4) *Larix laricina*, (5) *Pinus banksiana*, (6) *Picea glauca*, (7) *Picea mariana*, (8) *Pinus strobus*, y (9) *Thuja occidentalis*. (Adaptado de Reich y colaboradores, 1998.)

Perfil de investigadores | Kaoru Kitajima

Departamento de Botánica
Universidad de Florida, Gainesville, Florida

Un factor fundamental que influye en la disponibilidad de luz para un vegetal reside en los vecinos que tenga. Al interceptar la luz, los vegetales más altos dan sombra a los individuos que están debajo, con lo cual influyen en las tasas de fotosíntesis, crecimiento y supervivencia. En ningún lugar este efecto es más pronunciado que en el suelo del bosque de una selva tropical, donde las intensidades de la luz son frecuentemente menores al 1 por ciento de las registradas en la parte superior de la bóveda (véase el Apartado 5.2). Sin embargo, con la muerte de un árbol grande se crea un espacio en la bóveda originando una «isla» de luz en el suelo del bosque. Con el transcurso del tiempo, estos espacios en la bóveda se cerrarán finalmente a medida que los individuos crezcan hasta la bóveda desde abajo o bien los árboles vecinos expandan sus copas, ocasionando una vez más la sombra en el suelo del bosque.

El modo en el que estas variaciones extremas en la disponibilidad de luz en el suelo del bosque han influido en la evolución de las especies vegetales selváticas ha sido el enfoque central de investigación de la ecóloga vegetal Kaoru Kitajima de la Universidad de Florida. El trabajo de Kitajima en las selvas de la Isla de Barro Colorado en Panamá presenta una historia de las adaptaciones de los vegetales a las variaciones en el ambiente, que incluye todas las etapas de la vida del individuo desde la semilla hasta la madurez.

En el interior de la selva de la Isla Barro Colorado, las plántulas de algunas especies de árboles sobreviven y crecen solamente en los ambientes de elevada luminosidad creados por la formación de espacios en las bóvedas, mientras que las plántulas de otras especies pueden sobrevivir durante años en condiciones de sombra del suelo de la selva.

En una serie de experimentos diseñados para determinar la tolerancia a la sombra en base a los patrones de supervivencia de plántulas en ambientes soleados y sombríos (véase la Figura 6.10), Kitajima observó que la masa de la semilla (peso) se correlaciona negativamente con las tasas de mortalidad de las plántulas. Es interesante que las especies de semillas grandes no sólo registraron tasas superiores de supervivencia en la sombra sino que también mostraron tasas de crecimiento más lentas tras la germinación. Intuitivamente, se podría pensar que las reservas más grandes de energía y nutrientes dentro de la semilla (masa más grande) permitirían una tasa más rápida de desarrollo inicial, pero ese no fue el caso. ¿Qué papel juega el tamaño de la semilla (reservas) en la supervivencia y crecimiento de las especies en diferentes ambientes de luz? Una comprensión de estas relaciones requiere un examen más exhaustivo del modo en el que se utilizan las reservas de las semillas.

A la estructura de almacenamiento del interior de una semilla se le denomina cotiledón. Ante la germinación, los cotiledones transfieren materiales de reserva (lípidos, carbohidratos y nutrientes minerales) a los brotes y raíces en desarrollo. Los cotiledones de algunas especies sirven estrictamente como órganos para almacenar y transferir las reservas de las semillas durante toda su vida y se encuentran ubicados a nivel del suelo o debajo de éste (Figura 1a), mientras que los cotiledones de otras especies desarrollan una segunda función: la asimilación fotosintética de carbono. En estas especies, los cotiledones funcionan como «hojas de las semillas» y se elevan por sobre el nivel del suelo (Figura 1b). De acuerdo con lo revelado por la investigación de Kitajima, la función fisiológica de los cotiledones es de gran importancia para determinar la respuesta de crecimiento de las semillas a los ambientes luminosos.

Kitajima realizó un experimento que constaba de tres especies que diferían en cuanto a la función del cotiledón (fotosintética y de almacenamiento) y en la tolerancia a la sombra. Las plántulas se cultivaron a partir de la germinación en dos niveles de luz: sol (23 por ciento de sol total) y sombra (1 por ciento de sol total).

El cambio en la biomasa y en el área foliar se registró durante un período de 40 días tras la germinación a los efectos de determinar el momento en el que la luz comenzó a afectar el crecimiento de la plántula (determinado para cada especie mediante la diferencia entre el crecimiento de los individuos en los ambientes de sol y sombra).

Las semillas más pequeñas de las especies intolerantes a la sombra tenían cotiledones fotosintéticos y desarrollaron hojas antes que las especies tolerantes a la sombra con sus cotiledones de almacenamiento más grandes. Estas diferencias reflejan dos «estrategias» diferentes en el uso de reservas de semillas iniciales. Las especies intolerantes a la sombra invirtieron sus reservas en la producción de hojas para causar un rápido retorno (absorción de carbono en la fotosíntesis), mientras que las especies tolerantes a la sombra mantuvieron las reservas de las semillas como almacenamiento durante períodos más prolongados a costa de la tasa de crecimiento.

Habiendo utilizado sus reservas limitadas de las semillas para la producción de las hojas, las especies intolerantes a la sombra respondieron a la disponibilidad de luz antes que las especies tolerantes a la sombra y, en ausencia de suficiente luz, el resultado generalmente fue la mortalidad.

Por lo tanto, los experimentos revelaron que el almacenamiento de las semillas más grandes en las especies

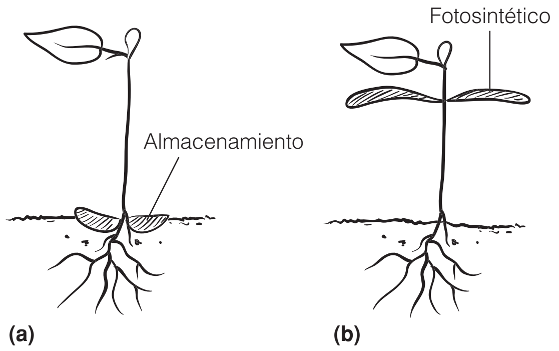


Figura 1 | Dos formas funcionales contrastantes de cotiledones hallados en los árboles de la selva tropical: **(a)** almacenamiento y **(b)** fotosintético.

tolerantes a la sombra no da como resultado un crecimiento inicial más rápido bajo condiciones de sombra; más bien, estas especies (tolerantes a la sombra) presentan una estrategia conservadora de uso lento de reservas durante un período prolongado.

Ya sean tolerantes o intolerantes a la sombra, una vez que las plántulas han agotado las reservas de las semillas, el mantenimiento de una ganancia neta positiva de carbono es un prerrequisito para la supervivencia (véase el Apartado 6.7). ¿Qué clases de características de las plántulas permiten que algunas especies susbsistan mejor que otras en la sombra? Para responder esta pregunta, Kitajima sembró plántulas en ambientes experimentales de sol y sombra durante un período prolongado que excedió al de la fase de reserva.

Los individuos de las especies tolerantes a la sombra y las intolerantes a la sombra cambiaron la distribución de carbono de la producción de raíces a la producción de hojas así como también produjeron hojas más amplias y más delgadas en condiciones sombrías (área foliar específica superior: AFE, véase Cuantificando la ecología 6.1: Tasa de crecimiento relativo).

A pesar de la similitud entre las especies tolerantes a la sombra y las intolerantes a la sombra en cuanto a sus respuestas fenotípicas a la reducida luz disponible, estos dos tipos presentan diferentes patrones generales de morfología y distribución del carbono. En ambas condiciones de sol y sombra, las especies tolerantes a la sombra tuvieron una distribución proporcional mayor hacia las raíces (respecto de las hojas), hojas más gruesas (menor AFE) y, como resultado, una menor área superficial fotosintética que las especies intolerantes a la sombra. Como consecuencia, las tasas de crecimiento relativo de las especies intolerantes a la sombra fueron uniformemente superiores que aquellas de las especies tolerantes a la sombra, tanto en condiciones de sol como de sombra (Figura 2).

Mientras las características que mostraron las especies intolerantes a la sombra reflejan una selección natural fuerte para el crecimiento rápido en los espacios de luz, las especies tolerantes a la sombra aparecen adaptadas para sobrevivir durante muchos años en el sotobosque, donde su capacidad de supervivencia a los ataques de los patógenos y herbívoros se ve aumentada por sus muy desarrolladas reservas del sistema radicular. ●

Bibliografía

Kitajima, K. 1996. *Ecophysiology of tropical tree seedlings in Tropical forest plant ecophysiology*, eds. S. Mulkey, R.L. Chazdon, y A.P. Smith, 559-96, Nueva York; Chapman & Hall.

Kitajima, K. 2002, *Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional Ecology* 16:433-44.

1. ¿Qué procesos podrían crear espacios en la bóveda del bosque?
2. ¿Cómo podría influir el tamaño de la semilla en el método de dispersión de la semilla desde la planta madre?

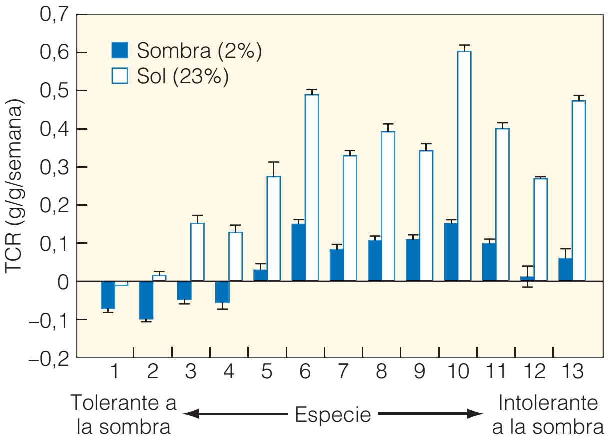


Figura 2 | Tasas de crecimiento relativo (TCR) de 13 especies de árboles tropicales cultivados como plántulas desde la germinación hasta 10 semanas en condiciones de sol y sombra controladas. Las especies se clasifican sobre la base de su tolerancia a la sombra (supervivencia en la sombra). Claves de las especies: (1) *Aspidosperma cruenta*, (2) *Tachigalia versicolor*, (3) *Bombacopsis sessilis*, (4) *Platypodium elegans*, (5) *Lonchocarpus latifolius*, (6) *Lafoensia punicifolia*, (7) *Terminalia amazonica*, (8) *Cordia alliodora*, (9) *Pseudo-bombax septenatum*, (10) *Luehea seemannii*, (11) *Ceiba pentandera*, (12) *Cavanillesia platanifolia*, (13) *Ochroma pyramidale*. (Adaptado de Kitajima 1994.)

Cuantificando la ecología 6.1 | *Tasa de crecimiento relativo*

Cuando pensamos en la tasa de crecimiento, lo que viene a la mente generalmente es una medida del cambio en el tamaño durante algún período de tiempo, como por ejemplo el cambio en el peso durante el período de una semana (ganancia de peso en gramos/semana). Sin embargo, esta medida convencional del crecimiento es con frecuencia engañosa cuando se comparan individuos de diferentes tamaños o se sigue el crecimiento de un individuo durante el transcurso del tiempo, puesto que aunque los individuos más grandes pueden tener una ganancia de peso absoluto mayor cuando se comparan con individuos más pequeños, ese puede que no sea el caso cuando la ganancia de peso se expresa como una proporción del peso corporal (crecimiento proporcional). Una medida más adecuada del crecimiento es la masa específica o la tasa de crecimiento relativo. La tasa de crecimiento relativo (TCR) expresa el crecimiento durante el período de tiempo observado como una función del tamaño del individuo. Este cálculo se halla dividiendo el aumento del crecimiento durante algún período de tiempo observado (ganancia de peso en gramos) por el tamaño del individuo al comienzo de ese período de tiempo (ganancia de peso en gramos/peso total en gramos al comienzo del período de observación) y luego dividiendo por el período de tiempo para expresar el cambio en el peso como una proporción (g/g/tiempo).

El uso de la TCR en la evaluación del crecimiento de los vegetales posee un valor adicional, puesto que se puede dividir en componentes que reflejen las influencias de la asimilación (fotosíntesis) y la asignación en crecimiento: la asimilación de nuevos tejidos por unidad de superficie foliar (g/cm^2/tiempo), que recibe el nombre de tasa de asimilación neta (TAN) y el área superficial por unidad de peso del vegetal (cm^2/g), denominado proporción de superficie foliar (PSF).

La TAN es función de la fotosíntesis bruta total del vegetal menos la respiración total del vegetal. Es la ganancia de la asimilación neta expresada sobre una base de unidad de superficie foliar. La PSF es una función de la cantidad de esa asimilación que es destinada a la producción de hojas, más específicamente a la superficie foliar, expresada sobre una base de unidad de peso del vegetal.

La PSF se puede dividir en dos componentes que describen la asignación de la asimilación neta a las hojas, la proporción del peso foliar (PPH), y una medida de la densidad o grosor foliar, es decir el área foliar específica (AFE). La PPH es el peso total de las hojas expresado como una proporción del peso total del vegetal (g de hojas/g del peso total del vegetal), mientras que el AFE es el área foliar por

Tasa de crecimiento relativo = ganancia de peso durante el período de observación por peso del vegetal al comienzo del período de observación por intervalo de tiempo del período de observación (g g^{-1} tiempo^{-1})

$$\text{TCR (g/g/tiempo)} = \text{TAN (g/cm}^2\text{/tiempo)} \times \text{PSF (cm}^2\text{/g)}$$

Tasa de asimilación neta = ganancia de peso durante el período de observación por área total foliar (área foliar) por intervalo de tiempo del período de observación (g/cm^2/tiempo)

Proporción de la superficie foliar = peso total de hojas (área foliar) por peso total del vegetal (cm^2/g)

Proporción de la superficie foliar = área total de hojas (área foliar) por peso total del vegetal (cm^2/g)

Proporción de peso foliar = peso total de las hojas por peso total del vegetal (g/g)

$$\text{PSF (cm}^2\text{/g)} = \text{PPH} \times \text{AFE}$$

Área foliar específica = área total de hojas (área foliar) por peso total de las hojas (cm^2/g)

Sin embargo, la tasa alta asociada de respiración foliar y del punto de compensación de la luz redujeron las tasas de supervivencia en el ambiente sombrío. Para la semana 20 del experimento, todos los individuos habían muerto. Por el contrario, las especies tolerantes a la sombra pudieron sobrevivir en el ambiente de baja luminosidad. Bajas tasas de respiración foliar y del nivel lumínico de saturación de la fotosíntesis posibilitan un punto de compensación de baja gramo de peso foliar. Para la misma densidad de tejido, una hoja más delgada tendría un valor de AFE superior.

El interés real de desmenuzar el valor de la TCR tiene por objetivo el poder comparar, ya sea entre individuos de diferente especie o entre individuos de la misma especie cultivados en condiciones ambientales diferentes. Por ejemplo, los datos presentados en la tabla a continuación corresponden a los resultados de un experimento de invernadero en el que las plántulas de *Acacia tortilis* (un árbol que crece en las sabanas de África Oriental) se cultivaron en dos ambientes de luz diferentes: pleno sol y sombra (50 por ciento de pleno sol). Los individuos se cosecharon por duplicado (4 y 6 semanas), y se midieron el peso total del vegetal, el peso total de la hoja y el área foliar total. A partir de estos valores, se calcularon las estimaciones de la TCR, PSF, PPH y AFE. Los valores de la TCR se calculan con los pesos totales de los vegetales en las semanas 4 y 6. La TAN se calculó entonces dividiendo la TCR por la PSF. Dado que la PSF varía con el tiempo (entre las semanas 4 y 6), se utilizó el promedio de la PSF en las semanas 4 y 6 para caracterizar la PSF en la estimación de la TCR. Obsérvese que el tamaño promedio (peso y área foliar) de las plántulas cultivadas en el ambiente de elevada luminosidad es de aproximadamente el doble que el de las plántulas cultivadas a la sombra. A pesar de esta diferencia en el tamaño, y de las intensidades lumínicas más bajas para soportar la fotosíntesis, la diferencia en la TCR entre las plántulas cultivadas al sol y a la sombra es solamente de aproximadamente el 20 por ciento. Al examinar los componentes de la TCR, podemos apreciar el modo en el que los individuos de la sombra pueden lograr este objetivo. Las condiciones de baja luminosidad redujeron las tasas de la fotosíntesis, con lo cual se redujo la TAN para los individuos cultivados a la sombra. Sin embargo, los vegetales se compensaron incrementando la asignación de carbono (asimilados) a la producción de hojas (mayor PPH) y produciendo hojas más delgadas (AFE superior) que los individuos cultivados a pleno sol. El resultado es que esos individuos cultivados a la sombra poseen una TAN superior (área superficial fotosintética respecto del peso del vegetal), con lo cual compensan la TAN inferior y mantienen una TCR comparable.

	Semana 4		**Semana 6**	
	Sol	**Sombra**	**Sol**	**Sombra**
área foliar (cm^2)	18,65	12,45	42	24
Peso foliar (g)	0,056	0,032	0,126	0,061
Peso del tallo (g)	0,090	0,058	0,283	0,138
Peso de la raíz (g)	0,099	0,043	0,239	0,089
Peso total (g)	0,245	0,133	0,648	0,288
PSF (cm^2/g)	75,998	93,750	64,854	83,304
AFE (cm^2/g)	334	392		
PPH (g/g)	0,228	0,239	0,194	0,213
TCR			0,471	0,382
TAN			0,007	0,004

Estos resultados ilustran el valor de utilizar el abordaje de la TCR para examinar la respuesta de los vegetales a las diversas condiciones ambientales, ya sea entre los individuos de las mismas especies o entre los individuos de diferentes especies adaptados a diferentes condiciones ambientales.

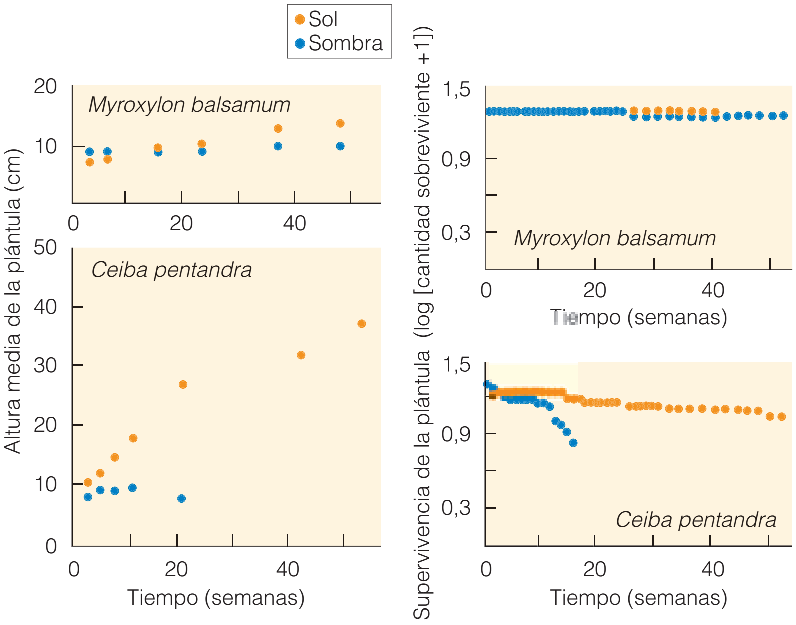
Al dividir los componentes del crecimiento vegetal en medidas directamente relacionadas con la morfología, la distribución del carbono y la fotosíntesis, podemos comenzar a comprender el modo en el que los vegetales se aclimatan y adaptan a las distintas condiciones ambientales. ●

1. Cuando los vegetales son cultivados en condiciones secas (baja disponibilidad de agua), existe un aumento en la asignación del carbono para la producción de raíces a costa de las hojas. ¿Cómo podría influir este cambio en la asignación en la proporción de la superficie foliar (PSF)?
2. La disponibilidad de nitrógeno influye directamente en la tasa de la fotosíntesis neta. Suponiendo que no hay ningún cambio en la distribución de carbono o en la morfología foliar, ¿Cómo influiría un aumento en la tasa de fotosíntesis neta que resulta del aumento en la disponibilidad de nitrógeno sobre la tasa de crecimiento relativo? ¿Qué componente de la TCR sería influenciado por el aumento en la fotosíntesis neta?

luminosidad, sin embargo, limitan las tasas de crecimiento incluso en los ambientes de elevada luminosidad.

La dicotomía en las adaptaciones entre las especies tolerantes a la sombra y las especies intolerantes a la sombra reflejan un compromiso entre las características que permiten que una especie mantenga altas tasas de fotosíntesis neta y de crecimiento en condiciones de elevada luminosidad y la capacidad para continuar la supervivencia y el cre-

Figura 6.14 | Supervivencia y crecimiento de la plántula durante un período de 1 año para las plántulas de dos especies de árboles en la Isla de Barro Colorado, Panamá, cultivadas en condiciones de luz y sombra. La *Ceiba pentandra* es una especie intolerante a la sombra: *Myroxylan balsamum* es tolerante a la sombra. (Adaptado de Augspurger 1982.)



cimiento en condiciones de baja luminosidad. Los cambios en la bioquímica, fisiología, morfología foliar y distribución del carbono presentados por las especies tolerantes a la sombra les permiten reducir la cantidad de luz requerida para sobrevivir y crecer. Sin embargo, estas mismas características limitan su capacidad para mantener altas tasas de fotosíntesis neta y crecimiento cuando las intensidades de la luz son elevadas. Por el contrario, los vegetales adaptados a los ambientes de alta luminosidad (especies intolerantes a la sombra) pueden mantener altas tasas de fotosíntesis neta y crecimiento en condiciones de elevada luminosidad pero a costa de continuar la fotosíntesis, el crecimiento y la supervivencia en condiciones de sombra.

6.10 | La relación entre la temperatura y la demanda de agua influye en las adaptaciones vegetales

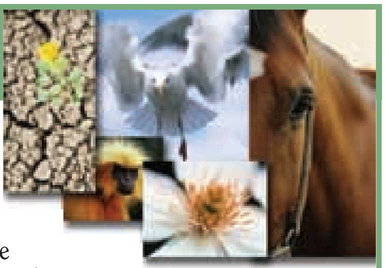
Como en el caso de la luz, los vegetales terrestres han desarrollado toda una gama de adaptaciones en respuesta a las variaciones en cuanto a la precipitación y la humedad del suelo. Sin embargo, de acuerdo con lo discutido sobre la transpiración (véase el Apartado 6.3), la demanda de agua se encuentra asociada a la temperatura (véase Cuestiones de ecología: El calentamiento global y las uvas). A medida que se eleva la temperatura, la presión de vapor de saturación se elevará de manera similar (véase el Apartado 3.6), con lo cual aumenta el gradiente de vapor de agua entre el interior de la hoja y el aire del exterior y, por consiguiente, la tasa de transpiración. Como resultado, la cantidad de agua que necesita el vegetal para compensar las pérdidas de transpiración aumentará de igual modo con la temperatura.

Cuando existe sequedad en la atmósfera o en el suelo, los vegetales responden cerrando parcialmente los estomas y abriéndolos durante períodos de tiempo más breves. En dicho episodio de estrés hídrico, un vegetal cierra sus estomas durante la parte más calurosa del día y reanuda su actividad por la tarde. A medida que el agua se hace cada vez más escasa, el vegetal abre sus estomas solamente en las condiciones más frescas y húmedas de la mañana. Este cierre reduce la pérdida de agua a través de la transpiración, pero también reduce la difusión de CO_2 hacia el interior de la hoja y la disipación del calor a través del enfriamiento evaporativo. Como resultado, la tasa de la fotosíntesis disminuye y las temperaturas foliares pueden elevarse. Algunas especies vegetales, como por ejemplo los rododendros perennifolios, responden al estrés hídrico por medio de una ondulación hacia adentro de las hojas. Otras muestran un aparente marchitamiento causado por la falta de turgencia foliar. Tanto la ondulación como el marchitamiento foliar permiten que las hojas reduzcan la pérdida de agua y la absorción de calor mediante la reducción del área superficial expuesta a la radiación solar.

El estrés hídrico prolongado inhibe la producción de clorofila, y esta inhibición hace que las hojas se vuelvan amarillas o bien, más tarde ya en verano, que presenten una coloración otoñal prematura. A medida que empeoran las condiciones, los árboles caducifolios pueden mudar sus hojas prematuramente y los más viejos mueren antes. Esta muda prematura puede provocar la muerte progresiva de las ramas y ramitas.

En las regiones tropicales con diferenciación entre estación húmeda y estación seca (véase el Apartado 3.7), algu-

Cuestiones de ecología | *El calentamiento global y las uvas*



Durante el siglo pasado, el clima de la Tierra se ha calentado. La temperatura global promedio de la superficie se ha incrementado en un 1 °C y muchos científicos creen que este calentamiento se debe en gran medida a los cambios en la composición de la atmósfera causados en gran parte por la combustión de combustibles fósiles (véase el Capítulo 29). Una de las preguntas principales con la que se enfrentan los ecólogos es cómo influirá este calentamiento sobre el crecimiento de los vegetales.

Hay dos medidas relacionadas con la energía calorífica disponible que se asocian habitualmente con el crecimiento de los vegetales, la longitud de la estación de crecimiento, y un índice de temperaturas integradas durante la estación de crecimiento. La estación de crecimiento se refiere al período del año durante el cual las condiciones ambientales son las adecuadas para el crecimiento de los vegetales. En las zonas templadas, la estación de crecimiento se define en general por el periodo de tiempo, normalmente medido en días, entre la última helada en la primavera y la primera helada en el otoño.

Durante la estación de crecimiento, las tasas relativas de fotosíntesis y respiración varían durante el transcurso del día y de un día a otro al variar las temperaturas. La acumulación de carbono y el crecimiento de vegetales individuales reflejarán estas variaciones de temperatura durante el transcurso de la estación de crecimiento. Una medida que se utiliza en forma habitual para integrar temperatura durante una estación de crecimiento única ya que se refiere al crecimiento del vegetal es el índice de grados-día de crecimiento (GDDs).

Cada especie vegetal tiene su propio requerimiento de temperatura mínima para la fotosíntesis y el crecimiento. Debido a estas diferencias, los ecólogos por lo común se refieren a una temperatura mínima promedio de 5 °C cuando caracterizan los requerimientos de calor de los vegetales como un grupo. El índice de GDD se calcula como la suma de las desviaciones de temperaturas superiores a esta temperatura mínima. El GDD de 1 día se calcula como la diferencia entre la temperatura diaria promedio y 5 °C. Por lo tanto, un día en el que la temperatura promedio es 12 °C, el GDD es 7. El GDD se calcula sólo para aquellos días en los cuales la temperatura promedio es superior a la temperatura mínima (5 °C). El GDD anual se calcula como la suma de GDD para la estación o el año de crecimiento y representa la energía calorífica disponible para el crecimiento de los vegetales.

El aumento de la temperatura global promedio de la superficie de la Tierra durante el siglo pasado se ha caracterizado por un incremento más rápido de las temperaturas mínimas en comparación con las temperaturas máximas. Tanto el calentamiento total como el incremento desproporcionado de las temperaturas mínimas han contribuido a la prolongación de la estación de crecimiento y a un crecimiento global del GDD, en especial en las latitudes medias y altas. En el Noreste de los Estados Unidos, la estación libre de heladas en la actualidad comienza un promedio de 11 días antes que en la década de los años 50. En las regiones de Columbia Británica, Canadá, los valores del GDD anual se han incrementado en un 16 por ciento durante este mismo período.

Un incremento significativo en la energía calorífica disponible podría tener efectos positivos y negativos en las especies cultivadas y en la producción agrícola dentro de las zonas templadas. Las condiciones más cálidas (estación de crecimiento incrementada y GDD) permitirían a los granjeros introducir con éxito nuevas variedades de cultivos que con anterioridad eran marginales o no viables en sus regiones. En otras áreas, sin embargo, el calentamiento podría tener efectos negativos para la agricultura. Las temperaturas más elevadas y la mayor evapotranspiración, por ejemplo, pueden significar una menor humedad disponible en el suelo en algunas regiones, exigiendo un incremento de la irrigación para mantener el crecimiento de los vegetales. Para la industria vitivinícola, sin embargo, este incremento en la energía calorífica ha sido positivo.

En los valles de Napa y Sonoma de California, las temperaturas anuales promedio se han incrementado en un 1,13 °C durante el período 1951-1997. Casi todo este calentamiento se debe a un incremento de las temperaturas nocturnas (mínimas). Además, el calentamiento ha sido altamente estacional, con un calentamiento promedio en primavera que casi duplica al del resto del año. El resultado ha sido una reducción del 71 por ciento en la frecuencia de las heladas y un incremento correspondiente de 66 días en la estación de crecimiento. Para los viñedos de los Valles de Napa y Sonoma (una de las regiones productoras de uva más grandes del mundo), este patrón de calentamiento ha sido extremadamente positivo. Tanto el rendimiento de las uvas como la calidad del vino que producen se han elevado de modo estable durante este período.

Los beneficios del calentamiento global, sin embargo, podrían ser efímeros. Las predicciones para California sugieren un calentamiento continuado y sequía, lo cual afectaría de modo negativo la producción agrícola, inclusive la industria vitivinícola, ya que las concentraciones atmosféricas de gases de invernadero continuarán incrementándose en el futuro (véase el Capítulo 29). ●

1. ¿Podría elevarse el valor del índice de crecimiento para un área sin cambiar la extensión de la estación de crecimiento? ¿Cómo?
2. Las temperaturas mínimas se dan por la noche; por lo tanto, el incremento de las temperaturas mínimas relacionadas con el calentamiento global es en gran medida un incremento en las temperaturas nocturnas. Dado que la tasa de respiración aumenta con la temperatura, ¿Cómo podría esto influenciar el balance de carbono de los vegetales?

nas especies de árboles y arbustos han desarrollado la característica de dejar caer sus hojas al inicio de la estación seca. Estos vegetales reciben el nombre de *caducifolios de la sequía*. En estas especies, la senescencia de las hojas se produce al inicio de la temporada seca y crecen nuevas hojas justo antes del inicio del período de precipitaciones.

Algunas especies de vegetales, nombradas como vegetales C_4 y CAM, han desarrollado una forma modificada de fotosíntesis que funciona para aumentar la eficacia en la utilización del agua en los ambientes más cálidos y secos. La modificación comprende un paso adicional en la conversión (fijación) de CO_2 en azúcares.

En los vegetales C_3, la absorción de energía lumínica y la transformación de CO_2 en azúcares se producen en las células del mesófilo. Los productos de la fotosíntesis se trasladan hacia el interior de los conductos vasculares, que son parte del sistema de transporte de la planta, en los que se pueden transportar hacia las demás partes de la planta. Por el contrario, los vegetales que poseen la **ruta fotosintética C_4** tienen una anatomía foliar diferente de aquella de los vegetales C_3 (véase la Figura 6.11). Los vegetales C_4 poseen dos tipos distintos de células fotosintéticas: las células del mesófilo y las **células en empalizada.** Las células en empalizada rodean las venas o conductos vasculares (Figura 6.15). Los vegetales C_4 dividen la fotosíntesis entre los dos tipos de células: las células del mesófilo y las células en empalizada.

En los vegetales C_4, el CO_2 reacciona con el fosfoenolpiruvato (PEP), un compuesto de tres carbonos, dentro de las células del mesófilo. En contraste a la reacción inicial entre RuBP en los vegetales C_3. La enzima **PEP carboxilasa** es la catalizadora de dicha reacción y produce OAA (oxaloacetato) como producto inicial. El OAA luego se transforma rápidamente en las moléculas de cuatro carbonos de los ácidos málico y aspártico. Estos ácidos orgánicos son transportados después a las células en empalizada (véase la Figura 6.15). Allí, las enzimas descomponen a los ácidos orgánicos para formar CO_2, revirtiendo el proceso que se produce en las células del mesófilo. En las células en empalizada, el CO_2 se transforma en azúcares utilizando la ruta C_3 que comprende RuPB y rubisco.

El paso extra en la fijación de CO_2 ofrece ciertas ventajas a los vegetales C_4. En primer lugar, la PEP no interactúa con el oxígeno, como lo hace la RuBP. Esto elimina la ineficiencia que tiene lugar en las células del mesófilo de los vegetales C_3 cuando la rubisco cataliza la reacción entre O_2 y RuBP, para dar lugar a la producción de CO_2 y a una reducción en la tasa de fotosíntesis neta (véase el Apartado 6.1). En segundo lugar, la conversión de los ácidos málico y aspártico en CO_2 dentro de las células en empalizada hace que se concentre el CO_2. La concentración de CO_2 dentro de las células en empalizada puede alcanzar concentraciones mucho más elevadas que en las células del mesófilo o en la atmósfera circundante. Las concentraciones más elevadas de CO_2 en las células en empalizada incrementa la eficiencia de la reacción entre CO_2 y la RuBP catalizada por rubisco. El resultado neto es que la tasa máxima de fotosíntesis generalmente es superior en los vegetales C_4 que en los vegetales C_3.

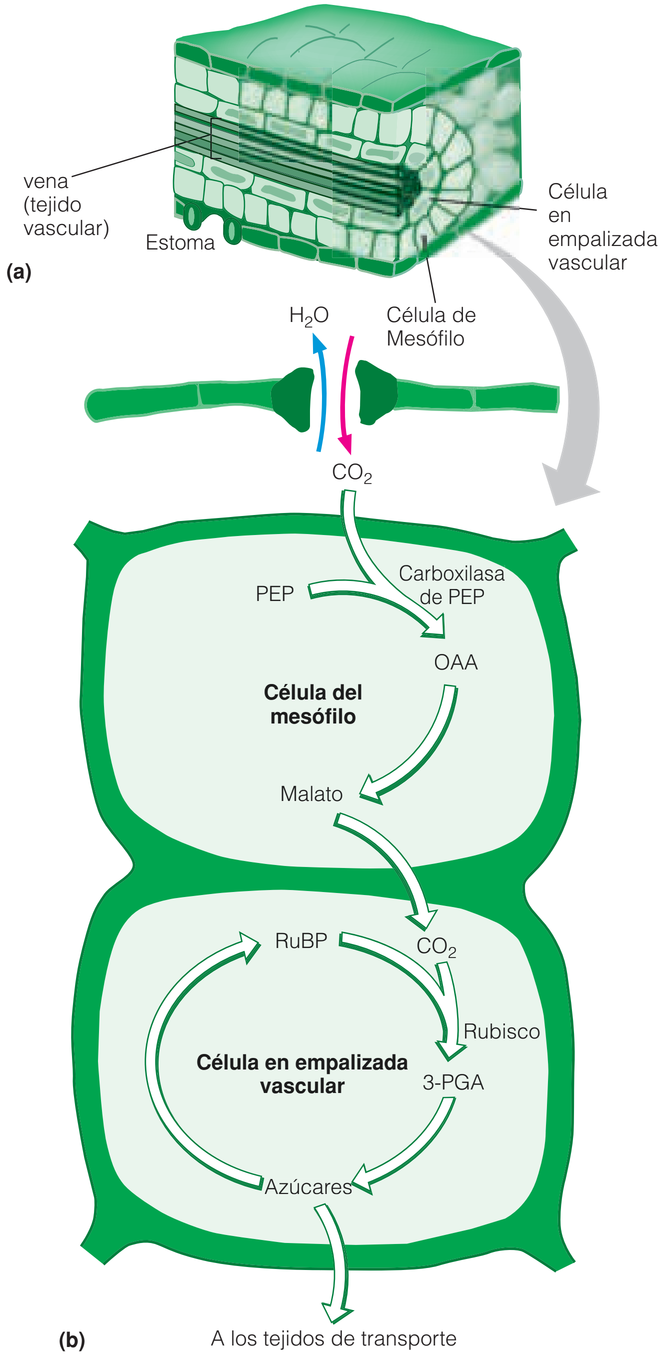


Figura 6.15 | La ruta C_4 de la fotosíntesis. Diferentes reacciones se producen en las células en empalizada y del mesófilo. Comparar con la ruta C_3 (Véase la Figura 6.1). PEP, fosfoenolpiruvato; OAA, oxaloacetato.

Para comprender la ventaja adaptativa de la ruta C_4, debemos volver al compromiso en los vegetales terrestres entre la captación de CO_2 y la pérdida de agua a través del estoma. Debido a la mayor tasa fotosintética, los vegetales C_4 exhiben una eficiencia mayor en el uso del agua. Es decir, para un grado dado de apertura del estoma y de pérdida de agua, los vegetales C_4, por lo común, fijan más carbono. Esta eficiencia incrementada en el uso de agua puede significar una gran ventaja en climas cálidos y secos en los que el agua constituye un factor importante que restringe el crecimiento de los vegetales. Sin embargo, esto tiene un precio. La ruta C_4 tiene un gasto de energía superior debido a la necesidad de producir PEP y la enzima asociada, la PEP carboxilasa.

La ruta fotosintética C_4 no se encuentra en algas, briofitos, helechos, gimnospermas (incluye coníferas, cicadáceas y gingcos), o los vegetales de floración más primitivos (angiospermas). Los vegetales C_4 son en su mayoría hierbas originarias de regiones tropicales y subtropicales y algunos arbustos característicos de ambientes áridos y salinos, tales como *Larrea* (jarilla) y *Atriplex* (cenizo) que dominan regiones del desierto sudoccidental de América del Norte. La distribución de especies herbáceas C_4 en América el Norte refleja la ventaja de la ruta fotosintética C_4 en condiciones más cálidas y de mayor sequedad (Figura 6.16). La proporción del total de las especies herbáceas dentro de la comunidad que son C_4 se incrementa de Norte a Sur, alcanzando un máximo en el Sudoeste.

En los desiertos calurosos del mundo, las condiciones ambientales son aún más rigurosas. La radiación solar es elevada y el agua escasea. A fin de contrarrestar estas condiciones, un pequeño grupo de vegetales del desierto, en su mayoría suculentas de las familias *Cactaceae* (cactus), *Euphorbiaceae*, y *Crassulaceae*, usan un tercer tipo de ruta fotosintética: el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM). La **ruta CAM** es similar a la ruta C_4 dado que el CO_2 primero se transforma en los compuestos de cuatro carbonos usando la enzima PEP carboxilasa. Los compuestos de cuatro carbonos luego se convierten nuevamente en CO_2, que es transformado en glucosa utilizando el ciclo C_3. A diferencia de los vegetales C_4, sin embargo, en los cuales estos dos pasos se encuentran separados físicamente (en las células del mesófilo y en empalizada), ambos pasos se dan en las células del mesófilo pero en momentos diferentes (Figura 6.17).

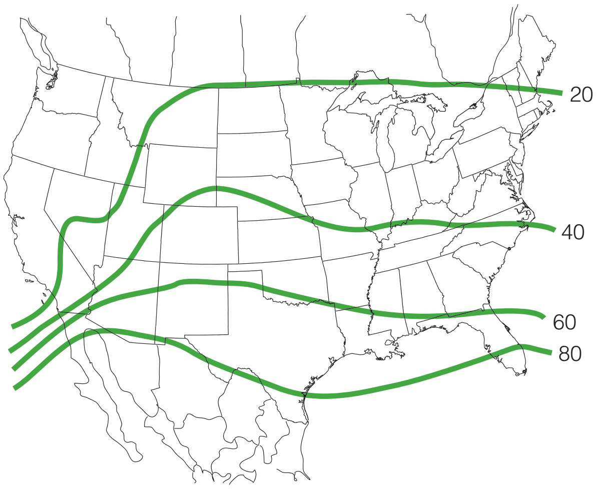
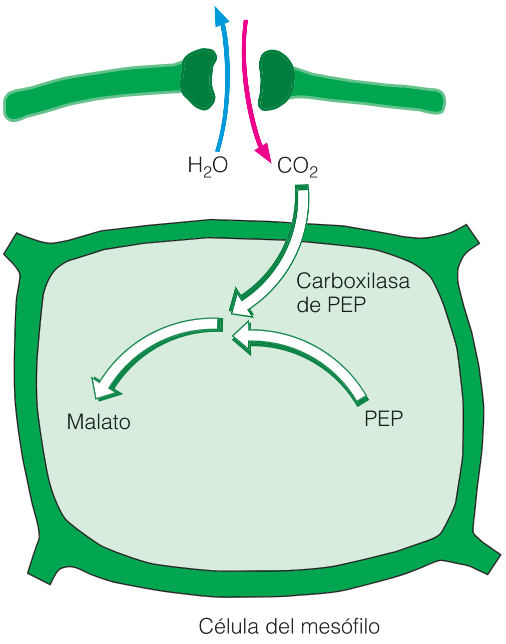


Figura 6.16 | Porcentaje de especies herbáceas totales que son C_4. Los valores de en isopletas (líneas) representan porcentajes. (Adaptado de Teeri y Stone 1976.)

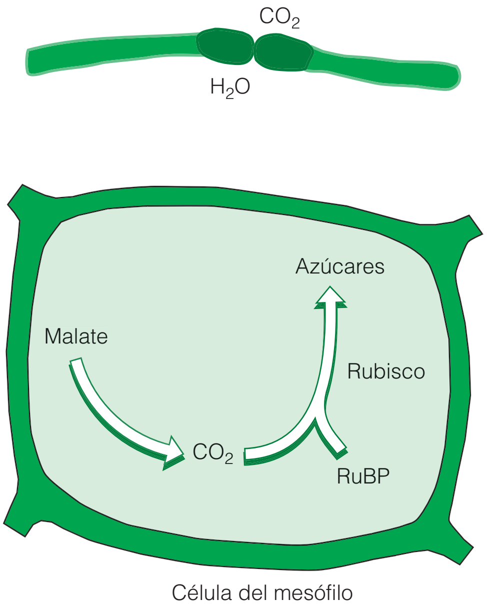
Los vegetales CAM abren su estoma por la noche, captando CO_2 y convirtiéndolo en ácido málico con el uso de PEP, que se acumula en grandes cantidades en las células del mesófilo. Durante el día, el vegetal cierra sus estomas y reconvierte el ácido málico en CO_2, el cual se fija entonces mediante el ciclo C_3. Respecto de los vegetales C_3 y C_4, la ruta CAM es lenta e ineficiente en la fijación de CO_2, pero al abrir sus estomas por la noche cuando las temperaturas son las más bajas y la humedad relativa es la más alta, los vegetales CAM reducen abruptamente la pérdida de agua a través de la transpiración.

Los vegetales también pueden responder a una disminución del agua disponible en el suelo al incrementar la asignación de carbono a la producción de raíces y disminuyendo la producción de hojas (Figura 6.18). La producción incrementada de raíces permite que el vegetal explore un volumen y una profundidad mayores de suelo de donde extraer agua, y la reducción en la superficie foliar disminuye la cantidad de radiación solar que intercepta el vegetal y el área superficial que pierde agua mediante la transpiración. El efecto combinado consiste en aumentar la absorción de agua por unidad de superficie foliar a la vez que se reduce la cantidad total de agua que se pierde en la atmósfera a través de la transpiración.

La reducción de la superficie foliar cuando disminuye la disponibilidad de agua es en realidad un efecto combinado de la disminución de la asignación de carbono a la producción de hojas y de los cambios en la morfología de la hoja (tamaño y forma). Las hojas de los vegetales que crecen en condiciones de escasez de agua tienden a ser más pequeñas y más gruesas (superficie foliar específica más pequeña: véase el Apartado 6.9) que las de los individuos que crecen en ambientes más mésicos (húmedos). En algunos vegetales, las hojas son pequeñas, las paredes celulares están engrosadas, los estomas son diminutos y el sistema vascular para el transporte de agua es denso. Algunas especies cuentan con hojas cubiertas de filamentos que dispersan la radiación solar entrante, mientras que otras cuentan con hojas recubiertas con ceras y resinas que reflejan la luz y reducen su absorción. Todas estas características estructurales reducen la cantidad de energía que choca contra la hoja y, por lo tanto, la pérdida de agua a través de la transpiración.



(a) Noche



(b) Día

Figura 6.17 | Fotosíntesis en los vegetales CAM. (a) Durante la noche, los estomas se abren, el vegetal pierde agua por medio de la respiración y el CO_2 se difunde hacia el interior de la hoja. El CO_2 es almacenado como malato y en el mesófilo, para utilizarse en la fotosíntesis durante el día. (b) Durante el día, cuando se cierran los estomas, el CO_2 almacenado se vuelve a fijar en las células del mesófilo usando el ciclo C_3.

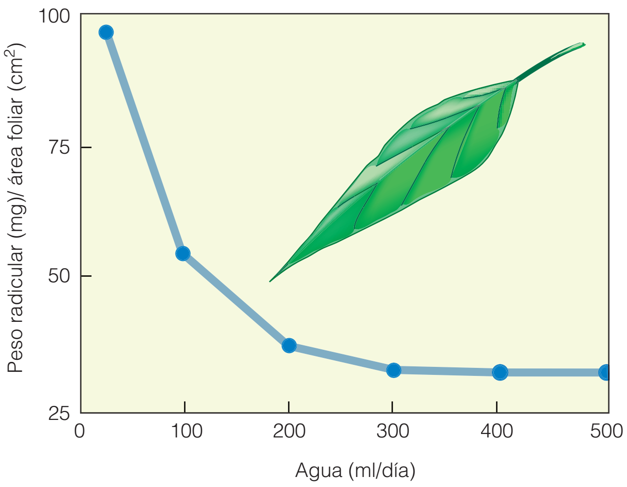


Figura 6.18 | La relación entre la disponibilidad hídrica del vegetal y la proporción de la masa radicular (mg) respecto del área foliar (cm^2) para las plántulas de pimienta de hojas amplias (*Eucalyptus dives*) cultivadas en invernadero. Cada punto del gráfico representa el valor promedio para los vegetales cultivados bajo el tratamiento hídrico correspondiente. A medida que la disponibilidad de agua disminuye, los vegetales distribuyen una mayor cantidad de carbono para la producción de raíces respecto de las hojas. Este aumento en la distribución hacia las raíces aumenta el área superficial de las raíces para la absorción de agua, mientras que la reducción en el área foliar disminuye la pérdida de agua a través de la respiración. (Adaptado de Smith y otros 2002.)

A pesar de que la disminución en la superficie foliar y el correspondiente incremento en la biomasa asignada a las raíces (Figura 6.18) observados en los vegetales que crecen en condiciones de disponibilidad de agua reducida funcionan para reducir la transpiración e incrementar la capacidad del vegetal para adquirir agua del suelo, este cambio de patrones de asignación tiene consecuencias para el crecimiento del vegetal. La superficie foliar reducida disminuye la ganancia de carbono de la fotosíntesis con respecto a la pérdida de carbono por la respiración (véase la Figura 6.8). El resultado es una reducción en la ganancia neta de carbono y la tasa de crecimiento del vegetal.

Tal como sucede con los cambios en la morfología del vegetal en ambientes de luz variable (véase el Apartado 6.9), los cambios observados en la forma de la hoja y la asignación de carbono entre individuos de la misma especie en respuesta a la disponibilidad de agua representan la plasticidad fenotípica (como en la Figura 6.18). Estas diferencias, sin embargo, son más pronunciadas entre especies de vegetales adaptados a ambientes húmedos (mésicos) y secos (xéricos) (Figura 6.19).

6.11 | Los vegetales varían en su respuesta a las temperaturas ambientales

Las curvas de la respuesta fotosintética frente a la temperatura (véase la Figura 6.6) para una serie de especies de vege-

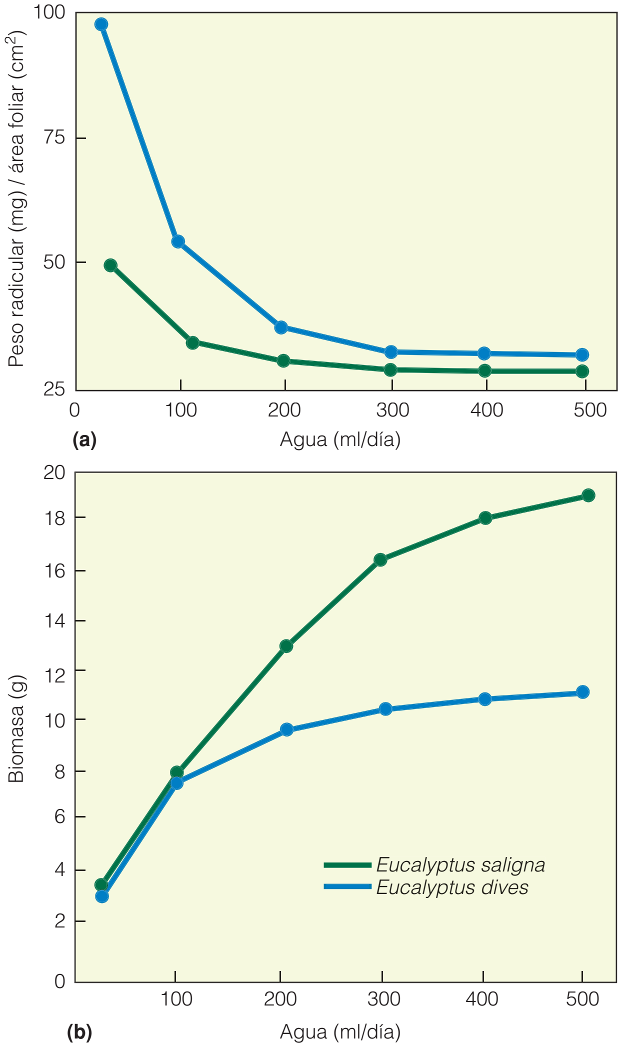


Figura 6.19 | Comparación de patrones de la distribución de carbono y la tasa de crecimiento para dos especies de *Eucalyptus* a lo largo de un gradiente experimental de disponibilidad hídrica. **(a)** Si bien ambas especies presentan los mismos patrones de respuesta frente a la disminución en la disponibilidad de agua, la especie xérica, *E. dives*, presenta una proporción consistentemente mayor de masa radicular (mg) respecto del área foliar (cm²) que la especie mésica, *E. saligna*, a lo largo de un gradiente de agua. **(b)** La tasa de crecimiento de *E. saligna* (ganancia de biomasa durante un período experimental) continúa aumentando con la creciente disponibilidad hídrica. *E. dives* alcanza la tasa máxima de crecimiento en los tratamientos hídricos intermedios. (Adaptado de Smith y colaboradores 2002.)

tales terrestres se muestran en la Figura 6.20. Ha de observarse que las especies varían en el rango de temperaturas por encima de las cuales la fotosíntesis neta se encuentra en su máximo T_{opt}. De hecho, las diferencias en la T_{opt} para las especies corresponden a las diferencias térmicas entre los ambientes en los que habitan las especies. Las especies que se encuentran en ambientes más frescos por lo común tienen un T_{min}, T_{opt} y T_{max} inferior al de las especies que habitan climas más cálidos. Estas diferencias en la respuesta a la temperatura de la fotosíntesis neta están directamente relacionadas con una diversidad de adaptaciones bioquímicas y fisiológicas que actúan para cambiar las respuestas a las temperaturas de la fotosíntesis y la respiración hacia las temperaturas predominantes en el ambiente. Estas diferencias son más pronunciadas entre los vegetales que utilizan las rutas fotosintéticas C_3 y C_4 (véase el Apartado 6.10). Los vegetales C_4 se encuentran en ambientes más cálidos y más secos y exhiben temperaturas óptimas más elevadas para la fotosíntesis (generalmente entre 30 °C y 40 °C) que los vegetales C_3 (Figura 6.21).

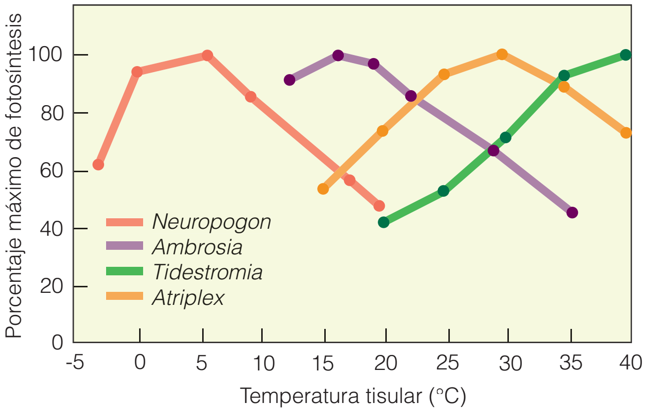


Figura 6.20 | Relación entre la fotosíntesis neta y la temperatura para una diversidad de especies vegetales terrestres provenientes de hábitats térmicamente distintos: *Neuropogon acromelanus*, (liquen ártico) *Ambrosia chamissoni*s (vegetal de dunas costeras frescas), *Atriplex hymenelytra* (arbusto del desierto siempre verde), y *Tidestromia oblongifolia* (perenne del desierto activa en verano). (Adaptado de Mooney y colaboradores 1976.)

A pesar de que las especies provenientes de hábitats térmicos diferentes presentan diferentes respuestas a la temperatura para la fotosíntesis y la respiración, estas respuestas no son fijas. Cuando dos grupos de individuos de la misma especie se cultivan en diferentes condiciones térmicas en el laboratorio o invernadero, a menudo se observa una divergencia en la respuesta de la fotosíntesis neta a la temperatura (Figura 6.22). En general, el rango de temperaturas sobre el cual la fotosíntesis neta se encuentra en su máximo cambia en la dirección de las condiciones térmicas bajo las cuales se cultiva el vegetal. Es decir, los individuos cultivados en temperaturas más frescas presentan una T_{opt} decreciente, mientras que aquellos individuos cultivados en condiciones más cálidas presentan un incremento de la T_{opt}. Este mismo cambio en la respuesta a la temperatura puede observarse en vegetales individuales en respuesta a los cambios estacionarios de la temperatura (Figura 6.23).

Además de la influencia de la temperatura en el balance de carbono del vegetal, los períodos de extremo calor o frío pueden dañar de modo directo a las células y los tejidos

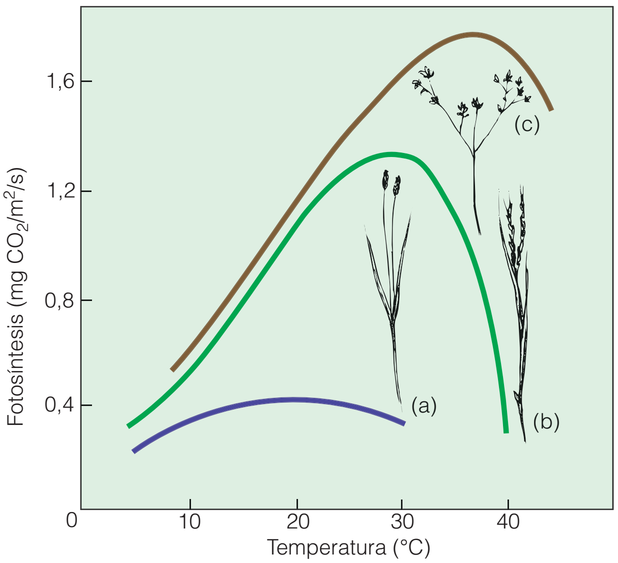


Figura 6.21 | El efecto del cambio en la temperatura foliar sobre las tasas fotosintéticas de los vegetales C_3 y C_4. **(a)** Un vegetal C_3, la herbácea *Sesleria caerulea* del Norte templado, presenta una reducción en la tasa de la fotosíntesis a medida que la temperatura de la hoja disminuye. **(b)** Una herbácea del Norte templado C_4, *Spartina anglica*. **(c)** Un arbusto C_4 del desierto caluroso de América del Norte, *Tidestromia oblongifolia*. Obsérvese que la tasa máxima de fotosíntesis para las especies C_4 se produce a temperaturas más altas que en el caso de las especies C_3. (Adaptado de Bjorkman 1973.)

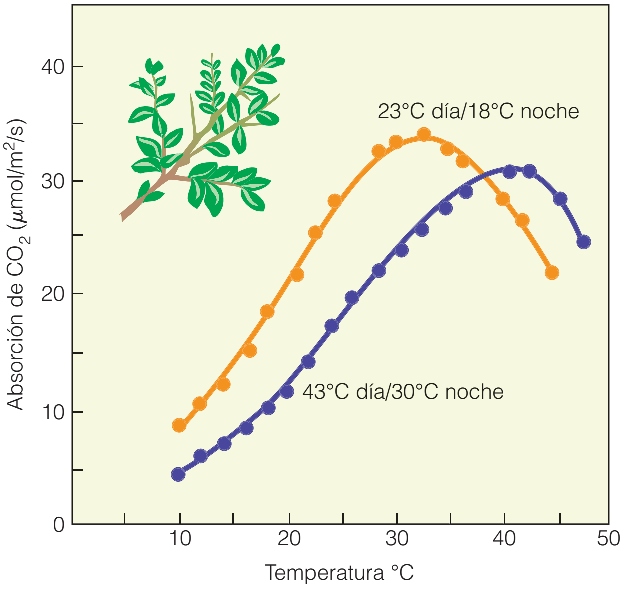


Figura 6.22 | La relación entre la temperatura y la fotosíntesis neta para los vegetales clonados de cenizón (*Atriplex lentiformis*) cultivados bajo dos regímenes diferentes de temperatura de día/noche. Obsérvese que el cambio en la T_{opt} corresponde a las condiciones de temperatura bajo las que se cultivaron los vegetales. (Adaptado de Pearcy 1977.)

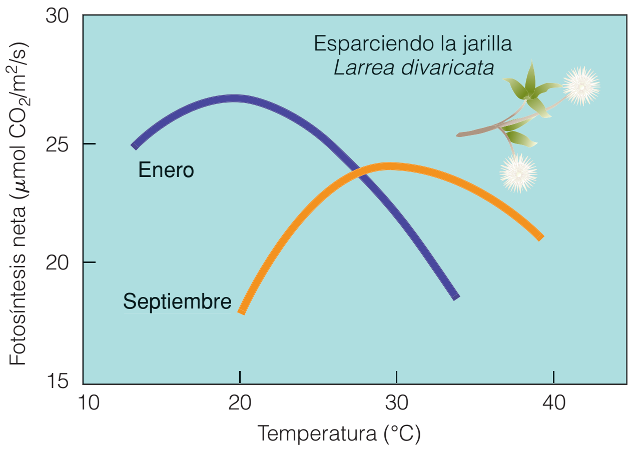


Figura 6.23 | Cambio estacional en la relación entre la fotosíntesis neta y la temperatura para arbustos de jarilla (*Larrea divacarta*) cultivados en el campo. Obsérvese que la T_{opt} cambia para afrontar las temperaturas predominantes. (Adaptado de Monney y colaboradores. 1978.)

del vegetal. Los vegetales que habitan ambientes con estaciones frías, donde las temperaturas caen por debajo de la temperatura de congelación durante algunos períodos de tiempo, han desarrollado una variedad de adaptaciones para sobrevivir. Las hojas de algunas especies de vegetales pueden tolerar temperaturas por debajo de cero (<0 °C) si la temperatura desciende lentamente, permitiendo la formación de hielo en la pared celular. El efecto es la deshidratación, que el vegetal puede revertir cuando la temperatura se eleva. Si la temperatura desciende demasiado rápido como para que se produzca la deshidratación, se forman cristales de hielo en el interior de la célula y los cristales pueden perforar las membranas celulares. Cuando el vegetal se deshiela, el contenido de la célula se derrama, dando al vegetal una apariencia cocida y marchita.

La capacidad para tolerar el frío extremo, denominado resistencia a la congelación, es una característica controlada genéticamente que varía entre las especies y poblaciones separadas de la misma especie. En ambientes que cambian estacionalmente, los vegetales desarrollan una resistencia a la congelación durante el otoño y alcanzan la máxima resistencia en el invierno. Los vegetales adquieren resistencia a la congelación, es decir el cambio de células sensibles al frío a células resistentes, mediante la formación o adición de compuestos protectores en las células. Los vegetales sintetizan y distribuyen sustancias, tales como azúcares, aminoácidos y otros compuestos, que funcionan como anticongelantes disminuyendo la temperatura en la que se produce la congelación. Una vez que comienza el crecimiento en la primavera, los vegetales pierden esta tolerancia con rapidez y son susceptibles al daño por congelación a finales de la primavera.

La producción de los compuestos protectores que permiten a las hojas sobrevivir a las temperaturas de congelación supone un gasto significativo de energía y nutrientes. Algunas especies evitan estos gastos mudando sus hojas antes del comienzo de la estación fría. Estos vegetales son los llamados *caducifolios de invierno*, y sus hojas envejecen durante el otoño, para ser reemplazadas durante la primavera, cuando las condiciones vuelven a ser favorables para la fotosíntesis. Por el contrario, las especies perennes aciculifolias, tales como el pino (*Pinus* spp.) y el abeto (*Picea* spp.), contienen una concentración elevada de estos compuestos protectores, lo cual permite que las agujas sobrevivan a las temperaturas de congelación del invierno.

6.12 | Los vegetales presentan adaptaciones a las variaciones en la disponibilidad de nutrientes

Tanto los vegetales como los animales requieren una diversidad de elementos químicos para llevar a cabo sus procesos metabólicos y para sintetizar los tejidos nuevos (Tabla 6.1). Así, la disponibilidad de los nutrientes tiene muchos efectos directos en la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los vegetales. Algunos de estos elementos, conocidos como **macronutrientes**, son necesarios en grandes cantidades. Otros elementos son necesarios en menores cantidades, a menudo mínimas. Estos elementos son los denominados **micronutrientes**, o elementos traza. Los prefijos micro y macro se refieren solamente a la cantidad en la cual se necesitan los nutrientes, no a su importancia para el organismo. En caso de que faltasen los micronutrientes, los vegetales se debilitan tanto como si les faltase nitrógeno, calcio o cualquier otro macronutriente.

De los macronutrientes, el carbono (C), el hidrógeno (H) y el oxígeno (O) forman la mayoría de los tejidos vegetales. Estos elementos provienen del CO_2 y del H_2O y se encuentran a disposición del vegetal en forma de glucosa mediante la fotosíntesis. Los seis macronutrientes restantes, es decir nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K), calcio (Ca), magnesio (Mg) y azufre (S) están presentes en diferentes estados en el suelo, y su disponibilidad para los vegetales se ve afectada por distintos procesos según su ubicación en el ambiente físico (véase el Capítulo 5). En el caso de los ambientes terrestres, los vegetales absorben nutrientes del suelo. En los ambientes acuáticos, los vegetales absorben nutrientes del sustrato o directamente del agua.

El mejor ejemplo de la relación directa entre la disponibilidad de nutrientes y la eficacia biológica de los vegetales corresponde al nitrógeno. El nitrógeno desempeña un papel importante en la fotosíntesis. En el Apartado 6.1, examinamos dos compuestos importantes en la fotosíntesis: la enzima rubisco y el pigmento clorofila. La rubisco cataliza la transformación del dióxido de carbono en monosacáridos, y la clorofila absorbe energía de la luz. El nitrógeno es un componente de ambos compuestos. De hecho, más del 50 por ciento del contenido de nitrógeno de una hoja participa directamente de algún modo en el proceso de fotosíntesis, y gran parte de él se encuentra ligado a estos dos compuestos. Como resultado, la tasa máxima de la fotosíntesis (saturada de luz) para una especie está relacionada con el contenido de nitrógeno de sus hojas (Figura 6.24).

La absorción de un nutriente depende tanto del abastecimiento como de la demanda. La Figura 6.25a ilustra la relación típica entre la absorción de un nutriente y su concentración en el suelo. Obsérvese que la tasa de absorción se incrementa con la concentración hasta una tasa máxima. No se produce un mayor aumento por encima de esta concentración ya que el vegetal satisface ya sus demandas. En el caso del nitrógeno, las bajas concentraciones en el suelo o el agua significan bajas tasas de absorción. Una tasa de absorción más baja disminuye las concentraciones de nitrógeno en la hoja (Figura 6.25b) y, por consiguiente, las concentraciones de rubisco y clorofila. Por lo tanto, la falta de nitrógeno limita el crecimiento de los vegetales. Un patrón similar es válido para otros nutrientes esenciales.

Hemos visto que la geología, el clima y la actividad biológica alteran la disponibilidad de los nutrientes del suelo (véase el Capítulo 5). Como consecuencia, algunos ambientes son ricos en nutrientes, mientras que otros son pobres. ¿Cómo hacen los vegetales de los ambientes pobres en nutrientes para subsistir? Dado que los vegetales necesitan nutrientes para la síntesis de tejido nuevo, la tasa de crecimiento de un vegetal influye en su demanda de un nutriente. A su vez, la tasa de absorción del nutriente por parte del vegetal también influye en el desarrollo. Esta relación puede parecer circular, pero el punto importante es que no todos los vegetales poseen la misma tasa inherente (potencial máximo) de crecimiento. En el Apartado 6.9 (véase la Figura 6.13), vimos el modo en el que los vegetales tolerantes a la sombra cuentan con una tasa inherentemente menor de fotosíntesis y crecimiento que los vegetales intolerantes a la sombra, incluso en condiciones de elevada luminosidad. Esta tasa menor de fotosíntesis y crecimiento significa una demanda menor de recursos, inclusive de nutrientes. El mismo patrón de fotosíntesis reducida se da entre vegetales que son característicos de los ambientes con un nivel de nutrientes bajo. La Figura 6.26 muestra las respuestas de crecimiento de dos especies de hierbas cuando el suelo está enriquecido con nitrógeno. La especie cuyo hábitat natural es un ambiente con un elevado nivel de nitrógeno, continúa aumentando su tasa de crecimiento a medida que aumenta el nitrógeno. La especie originaria de un ambiente con un nivel bajo de nitrógeno alcanza su tasa máxima de crecimiento con una disponibilidad de nitrógeno de baja a media. No responde a adiciones suplementarias de nitrógeno.

Algunos ecólogos vegetales sugieren que una tasa de crecimiento natural baja constituye una adaptación a un

Tabla 6.1 | Algunos elementos esenciales para el crecimiento de las plantas y los animales

Elemento	Función
Macronutrientes	
Carbono (C)	Constituyentes básicos de toda la materia orgánica
Hidrógeno (H)	
Oxígeno (O)	
Nitrógeno (N)	Utilizado solamente si está fijado: nitratos, nitritos, amonio. Componente de la clorofila y de las enzimas; bloque de construcción de proteínas
Calcio (Ca)	En los animales, es necesario para las relaciones ácido-base, la coagulación sanguínea, la contracción y relajación de los músculos del corazón. Controla el paso de los fluidos a través de las células; otorga rigidez al esqueleto de los vertebrados; forma el caparazón de los moluscos, artrópodos y foraminíferos unicelulares. En vegetales, se combina con la pectina para otorgar rigidez a las paredes celulares; esencial para el crecimiento radicular
Fósforo (P)	Necesario para la transferencia de energía en los organismos vivos; componente principal del material nuclear de las células. Los animales requieren una proporción adecuada de Ca:P, generalmente de 2:1 en presencia de la vitamina D. La proporción errónea en los vertebrados causa raquitismo. La deficiencia en los vegetales detiene el crecimiento, atrofia las raíces y retrasa la madurez.
Magnesio (Mg)	En todos los organismos vivos es esencial para conseguir tasas máximas de reacciones enzimáticas celulares. Parte integral de la clorofila e implicado en la síntesis proteica en los vegetales. En los animales, activa más de 100 enzimas. Su deficiencia en los rumiantes causa una enfermedad grave, la hipomagnesemia.
Azufre (S)	Constituyente básico de las proteínas. Los vegetales utilizan tanto azufre como fósforo. El exceso de azufre es tóxico para los vegetales.
Sodio (Na)	Necesario para mantener el equilibrio ácido-base, la homeostasis osmótica, la formación y flujo de secreciones gástricas e intestinales, transmisión nerviosa, lactancia, desarrollo, y mantenimiento del peso corporal. Es tóxico para los vegetales de las carreteras, cuando se utiliza para tratar las vías heladas.
Potasio (K)	En vegetales, está implicado en la ósmosis y en el equilibrio iónico; activa muchas enzimas. En animales, forma parte del mecanismo de síntesis de las proteínas, actúa sobre el desarrollo y en el metabolismo de los carbohidratos.
Cloro (Cl)	Aumenta la transferencia de electrones desde el agua hacia la clorofila de los vegetales. Desempeña un papel en los animales similar al del sodio, con el que se asocia en la sal (NaCl).
Micronutrientes	
Hierro (Fe)	En vegetales, está implicado en la producción de clorofila; forma parte de los compuestos de proteínas complejas que activan y transportan oxígeno y transportan electrones en la mitocondria y los cloroplastos. En animales, el pigmento respiratorio rico en hierro, la hemoglobina en la sangre de los vertebrados y la hemolinfa de los insectos, transporta oxígeno a cada órgano y tejido. Sintetizado en la hemoglobina y la hemolinfa durante toda la vida. Su deficiencia causa la anemia.
Manganeso (Mn)	En vegetales, aumenta la transferencia de electrones desde el agua hacia la clorofila y activa las enzimas de la síntesis de los ácidos grasos. En animales, es necesario para la reproducción y el crecimiento.
Boro (B)	Se atribuyen quince funciones al boro en los vegetales, incluso en la división celular, germinación del polen, metabolismo de los carbohidratos, metabolismo del agua, mantenimiento del tejido conductor, translación de azúcar. Su deficiencia causa la atrofia del crecimiento foliar y radicular y el amarillamiento de las hojas.
Cobalto (Co)	Requerido por los rumiantes para la síntesis de la vitamina B_{12} por las bacterias del rumen.
Cobre (Cu)	En vegetales, está concentrado en los cloroplastos, influye en las tasas fotosintéticas y activa las enzimas. Su exceso interfiere con la absorción de fósforo, disminuye la concentración de hierro en las hojas, reduce el crecimiento. Su deficiencia en los vertebrados causa un uso deficiente del hierro y resulta en una anemia y la pérdida de calcio en los huesos.
Molibdeno (Mo)	En cianobacterias y bacterias que fijan el nitrógeno libre, un catalizador para la conversión de nitrógeno gaseoso en forma utilizable. Su elevada concentración en los rumiantes causa una enfermedad caracterizada por diarrea, debilitamiento, y decoloración permanente del cabello.
Zinc (Zn)	En vegetales, contribuye a formar sustancias de crecimiento (auxinas); asociado con las relaciones de agua; componente de varios sistemas enzimáticos. En animales, funciona en varios sistemas enzimáticos, especialmente la enzima respiratoria anhidrasa carbónica en los glóbulos rojos. Su deficiencia en los animales causa dermatitis y paraqueratosis.
Yodo (I)	Participa en el metabolismo de la tiroides. Su deficiencia produce bocio, calvicie y problemas reproductivos.
Selenio (Se)	Estrechamente relacionado con la vitamina E en cuanto a su función. Previene la enfermedad del músculo blanco en los rumiantes. El límite entre el nivel necesario y la toxicidad es muy estrecho. Su exceso produce la pérdida del pelo, caída de las pezuñas, lesión hepática y muerte.

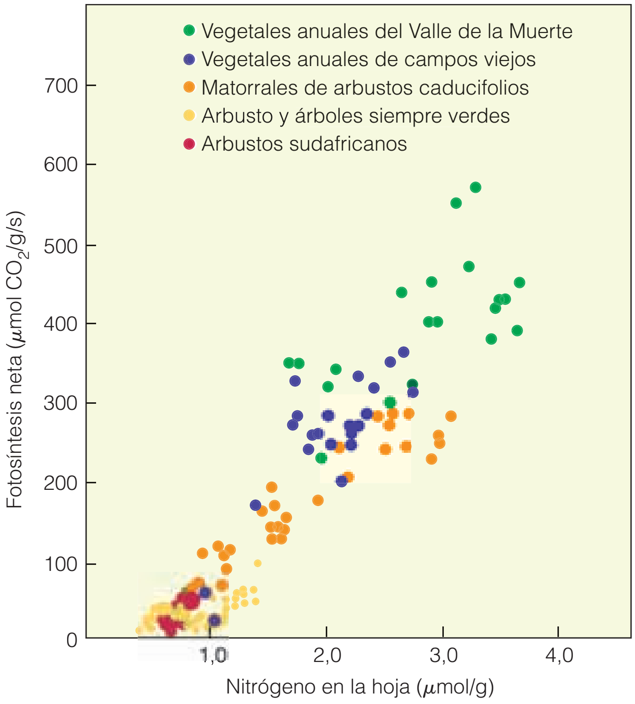


Figura 6.24 | Influencia de las concentraciones de nitrógeno en las hojas sobre las máximas tasas observadas de fotosíntesis neta para una diversidad de especies de diferentes hábitats. (Adaptado de Field and Mooney 1983). Diríjase a QUANTIFY it! en **www.ecologyplace.com** para trabajar con histogramas y ampliar los diagramas.

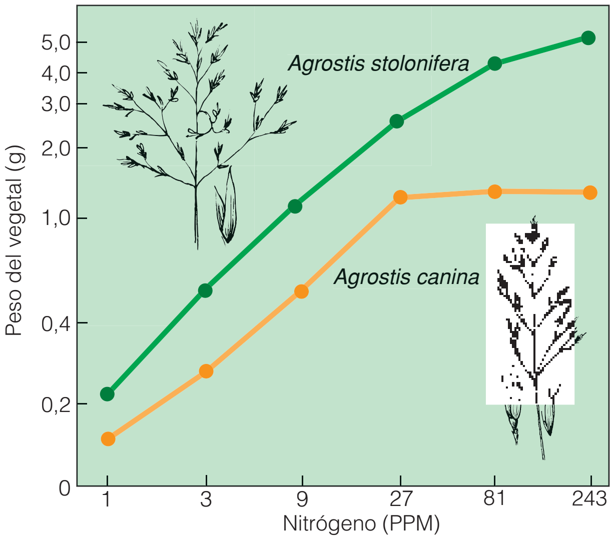


Figura 6.26 | Respuestas de crecimiento de dos especies de hierbas, agróstide estolonífera (*Agrostis stolonifera*), hallado en los ambientes con elevada cantidad de nutrientes y agróstide canina (*Agrostis canina*), hallada en los ambientes de baja cantidad de nutrientes, a la adición de diferentes niveles de fertilizantes con nitrógeno. Obsérvese que *A. canina* responde al fertilizante con nitrógeno hasta cierto nivel solamente. (Adaptado de Bradshaw et al. 1974.)

ambiente con un contenido bajo de nutrientes. Una ventaja del crecimiento lento es que el vegetal puede evitar el estrés en condiciones de bajo nivel de nutrientes. Un vegetal de crecimiento lento puede mantener aún tasas óptimas de fotosíntesis y otros procesos cruciales para el crecimiento con una disponibilidad de nutrientes baja. Por el contrario, un vegetal con una tasa inherentemente elevada de crecimiento presentará signos de estrés.

Una segunda adaptación a los ambientes con un nivel de nutrientes bajo es la longevidad de la hoja (Figura 6.27). La producción de una hoja tiene un coste para el vegetal. Este coste puede definirse en términos del carbono y otros nutrientes necesarios pata el crecimiento de la hoja. Con un nivel de fotosíntesis bajo, una hoja necesita un tiempo

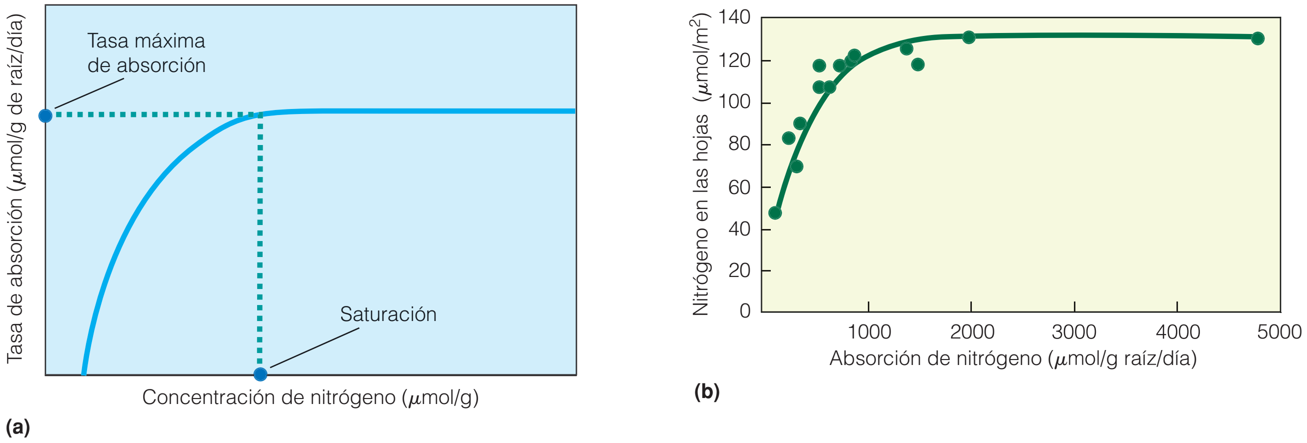


Figura 6.25 | **(a)** La absorción de nitrógeno por las raíces del vegetal aumenta con la concentración en el suelo hasta que el vegetal alcanza la absorción máxima. **(b)** Influencia de la absorción radicular de nitrógeno sobre las concentraciones de nitrógeno en las hojas. (Adaptado de Woodward y Smith 1994.)

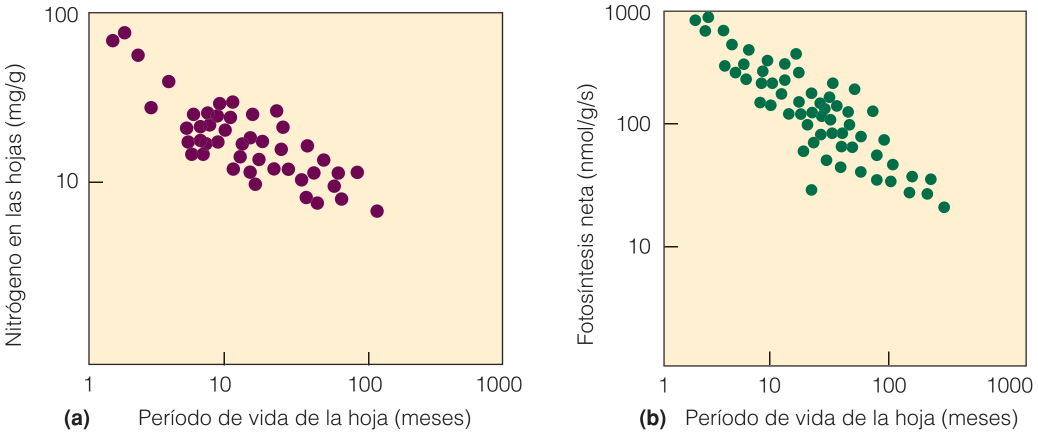


Figura 6.27 | La relación entre **(a)** la longevidad foliar (esperanza de vida) y la concentración de nitrógeno en las hojas y **(b)** la longevidad foliar y la tasa fotosintética neta (máxima) para una amplia variedad de vegetales de diferentes ambientes. Cada dato representa una sola especie. Las especies que tienen hojas con mayor longevidad tienden a tener menores concentraciones de nitrógeno en las hojas y, por consiguiente, menores tasas de fotosíntesis. (Adaptado de Reich y otros. 1996.)

más prolongado para «pagar» el coste de su producción. Como resultado, los vegetales que habitan en ambientes con un nivel bajo de nutrientes tienden a tener hojas de mayor longevidad. Un buen ejemplo es el predominio de especies de pinos en suelos pobres y arenosos en la región costera del sudeste de los Estados Unidos. A diferencia de lo que sucede con las especies de árboles caducifolios, que pierden sus hojas todos los años, estos pinos tienen agujas que viven hasta 3 años.

Al igual que el agua, los nutrientes constituyen un recurso subterráneo de los vegetales terrestres. Su capacidad para explotar este recurso está relacionada con la cantidad de masa radicular. Los vegetales que crecen en ambientes con un contenido bajo de nutrientes lo compensan mediante el incremento de la producción de raíces. Este incremento es una causa de sus bajas tasas de crecimiento. Igual que ocurría en el caso de la limitación de agua, el carbono se asigna a la producción de raíces a costa de la producción de hojas. El área foliar reducida disminuye la tasa de absorción de carbono en la fotosíntesis con respecto a la tasa de pérdida de carbono en la respiración. El resultado es una ganancia neta de carbono y una tasa de crecimiento más bajas por parte del vegetal.

Resumen

Fotosíntesis y respiración (6.1)

La fotosíntesis utiliza la energía de la luz del sol para convertir CO_2 y H_2O en glucosa. Una enzima a base de nitrógeno, la rubisco, cataliza la transformación del CO_2 en azúcar. El primer producto de la reacción es un compuesto de tres carbonos. Por esta razón, esta ruta fotosintética se denomina ruta fotosintética C_3. La respiración celular libera energía proveniente de carbohidratos para producir energía, H_2O y CO_2. La energía liberada en este proceso se almacena como el compuesto de alta energía ATP. La respiración tiene lugar en las células vivas de todos los organismos.

Fotosíntesis y luz (6.2)

La cantidad de luz que llega a un vegetal influye en su tasa fotosintética. El nivel de luz para el cual la tasa de absorción de dióxido de carbono en la fotosíntesis es igual a la tasa de pérdida de dióxido de carbono debido a la respiración recibe el nombre de punto de compensación de la luz. El nivel de luz para el cual un mayor incremento de la luz ya no produce un incremento en la tasa de fotosíntesis es el punto de saturación de la luz.

Absorción de CO_2 y pérdida de agua (6.3)

La fotosíntesis implica dos procesos físicos esenciales: difusión y transpiración. El CO_2 se difunde desde la atmósfera hacia la hoja a través de los poros de la hoja, o estomas. A medida que la fotosíntesis se hace más lenta durante el día y la demanda de CO_2 disminuye, los estomas se cierran a fin de reducir la pérdida de agua hacia la atmósfera. La cantidad de agua perdida a través de la hoja se llama transpiración. La cantidad de agua perdida depende de la humedad. El agua perdida por la transpiración debe reemplazarse por agua tomada del suelo.

Movimiento de agua (6.4)

El agua se desplaza desde el suelo hacia las raíces, sube por el tallo y las hojas, y luego pasa a la atmósfera. Las diferencias de presión a lo largo de un gradiente de agua hacen que el agua se traslade por esta ruta. Los vegetales toman agua del suelo, donde el potencial de agua es el mayor, y la liberan a la atmósfera, donde es el más bajo. El agua sale de la hoja a través de los estomas en la transpiración y esto reduce el potencial de agua en las raíces, por lo tanto se traslada una mayor cantidad de agua desde el suelo a través del vegetal. Este proceso continúa siempre que haya agua disponible en el suelo. Esta pérdida de agua por medio de la transpiración crea problemas de conservación de la humedad para los vegetales. Los vegetales necesitan abrir sus estomas para tomar CO_2, pero sólo pueden conservar el agua cerrando los estomas.

Vegetales acuáticos (6.5)

La principal diferencia entre los vegetales acuáticos y los terrestres en la absorción y la asimilación de $CO_{2,}$ es la ausencia de estomas en los vegetales acuáticos sumergidos. En estos últimos, existe una difusión directa de CO_2 desde las aguas adyacentes a la hoja a través de la membrana celular.

Balance de energía del vegetal (6.6)

Las temperaturas de la hoja afectan tanto a la fotosíntesis como a la respiración. Los vegetales tienen temperaturas óptimas para la fotosíntesis por encima de las cuales la fotosíntesis se reduce. La respiración se incrementa con la temperatura. La temperatura interna de todas las partes del vegetal se encuentra influenciada por el calor obtenido del ambiente y del calor liberado hacia el ambiente. Los vegetales absorben radiación de onda larga y de onda corta. Estos reflejan algo de esta radiación hacia el ambiente. La diferencia es el balance de radiación neto del vegetal. El vegetal usa algo de la radiación absorbida en la fotosíntesis. El resto debe ser almacenado como calor en el vegetal y en el aire que lo rodea o bien disipado a través de los procesos de evaporación (transpiración) y convección.

Ganancia neta de carbono (6.7)

La ganancia neta de carbono (por unidad de tiempo) de un vegetal es la diferencia entre la absorción de carbono en la fotosíntesis y la pérdida de carbono mediante la respiración. La ganancia neta de carbono luego es asignada a una diversidad de procesos vegetales, inclusive la producción de tejidos nuevos. Dado que, en general, sólo las hojas (tejidos fotosintéticos) pueden fotosintetizar, a pesar de que todos los tejidos vivos respiran, la ganancia neta de carbono (y por consiguiente el crecimiento) de un vegetal se ve influenciado por los patrones de distribución de carbono.

Interdependencia de adaptaciones vegetales (6.8)

Los vegetales han desarrollado un amplio rango de adaptaciones a las variaciones de las condiciones ambientales. Las adaptaciones que los vegetales presentan ante estas características del ambiente no son independientes por razones que se relacionan tanto con el ambiente físico como con los vegetales mismos.

Adaptaciones de los vegetales a la luminosidad elevada y baja (6.9)

Los vegetales son vegetales de sol (intolerantes a la sombra) o vegetales de sombra (tolerantes a la sombra). Los vegetales adaptados a la sombra tienen tasas fotosintéticas, respiratorias, metabólicas y de crecimiento bajas. Los vegetales de sol generalmente tienen tasas fotosintéticas, respiratorias y de crecimiento más elevadas pero presentan tasas de supervivencia más bajas en condiciones de sombra. Las hojas de algunas especies de vegetales cambian su estructura y su forma como respuesta a las condiciones lumínicas. Las hojas de los vegetales de sol tienden a ser más pequeñas, lobuladas y gruesas. Las hojas de los vegetales de sombra tienden a ser más grandes y más delgadas.

Respuesta de los vegetales a la limitación de agua (6.10)

Los vegetales de los ambientes cálidos pueden utilizar una ruta de fotosíntesis C_4. Ésta comprende dos pasos y es posible por la anatomía de la hoja que difiere de la de los vegetales C_3. Los vegetales C_4 cuentan con conductos vasculares rodeados por células en empalizada ricas en clorofila. Los vegetales C_4 transportan carbono en forma de malato y aspartato en las células del mesófilo. Ellas transfieren estos ácidos a las células en empalizada, donde liberan el CO_2 que contienen. La fotosíntesis luego sigue la ruta C_3. Los vegetales C_4 tienen una alta eficiencia en el uso de agua (la cantidad de carbono fijado por unidad de agua transpirada). Los vegetales suculentos del desierto, como el cactus, tienen un tercer tipo de ruta fotosintética denominada CAM. Los vegetales CAM abren sus estomas para tomar CO_2 durante la noche, cuando la humedad es elevada. Ellos convierten CO_2 en un compuesto de cuatro carbonos: malato. Durante el día, los vegetales CAM cierran sus estomas, convierten el malato en CO_2, y siguen la ruta fotosintética C_3.

Adaptaciones al calor y al frío (6.11)

Los vegetales presentan una diversidad de adaptaciones a ambientes extremadamente fríos o extremadamente cálidos. La tolerancia al frío es en su mayor parte genética y varía entre las especies. Los vegetales adquieren resistencia a la congelación a través de la formación o el agregado de compuestos protectores en la célula, que funcionan como anticongelantes. La capacidad para tolerar temperaturas de aire elevadas se encuentra relacionada con el balance de humedad del vegetal.

Adaptaciones de los vegetales a la disponibilidad de nutrientes (6.12)

Los vegetales terrestres toman nutrientes del suelo a través de las raíces. A medida que las raíces agotan los nutrientes cercanos, la difusión de agua y nutrientes a través del suelo los reemplazan. La disponibilidad de nutrientes tiene un efecto directo en la supervivencia, el crecimiento y la reproducción del vegetal. El nitrógeno es importante ya que la rubisco y la clorofila son compuestos esenciales para la fotosíntesis basados en nitrógeno. La absorción de nitrógeno y otros nutrientes depende de la disponibilidad y de la demanda. Los vegetales con demandas elevadas de nutrientes crecen débilmente en ambientes con un contenido bajo de nutrientes. Los vegetales adaptados a ambientes con un contenido bajo de nutrientes presentan tasas más bajas de crecimiento y un incremento en la longevidad de las hojas. La menor concentración de nutrientes en sus tejidos implica un alimento de calidad inferior para los descomponedores.

Preguntas de estudio

1. ¿Qué significa decir que la vida sobre la Tierra está basada en el carbono?
2. Distinguir entre fotosíntesis y asimilación. ¿Cómo se relacionan?
3. ¿Cuál es la función de la respiración?
4. ¿Cuál es el papel de la luz (PAR) en el proceso de la fotosíntesis?
5. En la relación entre la fotosíntesis neta y la luz disponible (PAR) mostrada en la Figura 6.2, existe una pérdida neta de dióxido de carbono de la hoja en las intensidades de la luz por debajo del punto de compensación de la luz. ¿Por qué se produce? Basándote en esta relación ¿cómo piensas que varía la fotosíntesis a lo largo del día?
6. ¿De qué manera la difusión controla la absorción de dióxido de carbono y la pérdida de agua de la hoja?
7. ¿Cómo modifica la disponibilidad de agua para un vegetal la tasa de fotosíntesis?
8. ¿Cuál es la ventaja de la ruta fotosintética C_4 en comparación con la ruta C_3 convencional? ¿Cómo podrían influir estas ventajas en el lugar en el que se hallan estas especies?
9. ¿Cuál es la ventaja de un punto de compensación de la luz menor (PCL) para las especies de vegetales adaptadas a los ambientes de baja luminosidad? ¿Cuál es el costo de mantener un PCL bajo?
10. ¿Cómo responden los vegetales que crecen en ambientes de sombra para aumentar sus áreas superficiales fotosintéticas?
11. ¿De qué manera influye una disminución de la disponibilidad de agua en la distribución de carbono (fotosintetatos) en el proceso de crecimiento?
12. ¿Cuál es la base para la relación entre la concentración de nitrógeno de la hoja y la tasa de fotosíntesis neta mostrada en la Figura 6.24?
13. ¿Cómo podría la longevidad foliar aumentada (hojas con una vida más prolongada) funcionar como una adaptación a los ambientes de bajo contenido en nutrientes?

Bibliografía adicional

Dale, J. E. 1992. *How do leaves grow? Bioscience* 42:423-32.

¿De qué manera las condiciones ambientales influyen en el desarrollo foliar? Este documento proporciona al lector un enfoque básico de los procesos implicados en el crecimiento de las hojas y los antecedentes necesarios para responder estas preguntas.

Grime, J. 1971. *Plant strategies and vegetative processes.* Nueva York, Wiley.

Una excelente reseña integrada de las adaptaciones de los vegetales al medio ambiente. Este libro describe el modo en el que las diversas características de la historia de vida de un vegetal, desde la semilla a la madurez, reflejan las adaptaciones a los diferentes hábitat y las constricciones impuestas a la supervivencia, al crecimiento y la reproducción del vegetal.

Lambers, H., F. S. Chapin III, y T.L. Pons, *1998. Plant physiological ecology.* Nueva York, Springer.

Para más información, lea este libro técnico (pero bien redactado), ilustrado y organizado que profundiza aun más sobre los procesos presentados en este capítulo.

Larcher, W. 1996. *Physiological plant ecology.* 3ra Ed. Nueva York: Springer-Verlag.

Excelente referencia sobre la ecofisiología de los vegetales. Como el anterior, éste es un excelente libro de referencia para mayor información sobre los materiales presentados en el capítulo. Menos técnico pero también menos extenso.

Schulze, E. D., R. H. Robichaux, J. Grace, P. W. Randel, y J. R. Ehleringer, 1987. Plant water balance. *Bioscience* 37:30-7.

Una buena introducción al equilibrio hídrico de los vegetales bien redactado, ilustrado y no demasiado técnico. Para aquellos estudiantes que deseen ampliar el tema, los materiales presentados en este capítulo son muy interesantes.

Walker, D. 1992, *Energy, plants and man.* East Sussex, Reino Unido: Packard Publishing.

Este libro es una presentación ocurrente y bien redactada de la biología vegetal. Los apartados sobre la fotosíntesis son fáciles de leer, bien ilustrados y presentan una excelente introducción al tema. Muy recomendado.

Woodward, F. I. 1987. *Climate and plant distribution.* Cambridge, Reino Unido: Cambridge, University Press.

Una excelente reseña de la energía de los vegetales y el equilibrio hídrico, así como también adaptaciones de los vegetales al clima. Es fácil de leer, bien referenciado y conciso.

Capítulo 7

Adaptaciones animales al medio ambiente

7.1 Los animales poseen diferentes formas de obtener energía y nutrientes
7.2 Los animales tienen diferentes necesidades nutricionales
7.3 La disponibilidad de minerales afecta al crecimiento y la reproducción de los animales
7.4 Los animales necesitan oxígeno para liberar la energía contenida en los alimentos
7.5 La regulación de las condiciones internas implica la homeostasis y la retroalimentación
7.6 Los animales intercambian energía con el medio ambiente que los rodea
7.7 Los animales se clasifican en tres grupos según la regulación de la temperatura
7.8 Los poiquilotermos dependen de las temperaturas del entorno
7.9 Los homeotermos escapan de las restricciones térmicas del entorno
7.10 La endotermia y la ectotermia implican ventajas y desventajas
7.11 Los heterotermos adoptan características de los ectotermos y los endotermos
7.12 El torpor ayuda a algunos animales a conservar la energía
7.13 Algunos animales usan medios fisiológicos únicos para el equilibrio térmico
7.14 El mantenimiento del equilibrio hídrico para los animales terrestres se restringe a la ingesta y conservación
7.15 Los animales de ambientes acuáticos se enfrentan a problemas únicos en el mantenimiento del equilibrio hídrico
7.16 La flotabilidad ayuda a los organismos acuáticos a mantenerse a flote
7.17 Los ciclos diarios y estacionales de luz y oscuridad influyen en la actividad del animal
7.18 La duración crítica del día desencadena respuestas estacionales
7.19 Los ritmos de actividad de los organismos intermareales siguen los ciclos de las mareas

Todas las plantas verdes, desde las más pequeñas violetas a las secuoyas gigantes del oeste de Estados Unidos, obtienen energía con el mismo proceso, la fotosíntesis. La historia es bastante diferente para los animales. Debido a que los organismos heterotróficos obtienen la energía y la mayoría de los nutrientes del consumo de compuestos orgánicos contenidos en las plantas y animales, literalmente encuentran cientos de miles de diferentes tipos potenciales de elementos alimenticios que se combinan en la diversidad de especies vegetales y animales que habitan la Tierra. Por esta sola razón, la adaptación de los animales al medio ambiente es un tema más diverso y complejo que la adaptación de las plantas o vegetales, que se presentó en el Capítulo 6. Sin embargo, existe una cantidad de procesos clave que son comunes a todos los animales: la obtención y digestión del alimento, el mantenimiento de la temperatura corporal, el mantenimiento del equilibrio hídrico y la adaptación a la variación sistemática de la luz y de la temperatura (los ciclos diurnos y estacionales). Además, hay una cantidad de restricciones fundamentalmente diferentes impuestas por los ambientes acuáticos y terrestres. En este capítulo examinaremos la variedad de adaptaciones que los animales han desarrollado, permitiéndoles sobrevivir, crecer, y reproducirse con éxito en la diversidad de los ambientes que existen en la Tierra. Al hacerlo así, nos centraremos tanto en los beneficios como en las restricciones impuestas por las adaptaciones específicas y en la forma en que los compromisos involucrados influyen sobre el éxito de los organismos bajo diferentes condiciones ambientales.

7.1 | Los animales poseen diferentes formas de obtener energía y nutrientes

El carbono fijado por las plantas en el proceso de fotosíntesis, directa o indirectamente, aporta los recursos nutricionales para los animales. Cualesquiera que sean los medios por los cuales los animales obtienen energía de los compuestos orgánicos del carbono contenidos en una amplia variedad de elementos alimenticios potenciales, la fuente última de estos compuestos orgánicos está en las plantas. Ya que las plantas y los animales poseen composiciones químicas diferentes, el problema que enfrentan los animales es la conversión de este tejido vegetal en tejido animal. Los animales tienen un alto contenido de grasas y proteínas, que son utilizadas como ladrillos de construcción estructural. Los vegetales tienen pocas proteínas y muchos hidratos de carbono, muchos en forma de celulosa y lignina en las paredes de las células, de estructura compleja y difíciles de descomponer (véase el Capítulo 21). El nitrógeno es un componente importante de la proteína. En los vegetales, la relación entre carbono y nitrógeno es de 50 a 1. En los mamíferos, la proporción es alrededor de 14 a 1. La tarea de convertir la celulosa y un suministro limitado de proteínas vegetales en tejido animal es desempeñada por los herbívoros.

La diversidad de recursos energéticos potenciales en forma de tejidos vegetales y animales requiere un despliegue igualmente diverso de características fisiológicas, morfológicas y de conducta que permiten que los animales adquieran (Figura 7.1) y asimilen estos recursos. Existen muchas formas de clasificar a los animales basándose en los recursos que usan y en los medios por los cuales los explotan. La más general de estas clasificaciones es la división que se basa en la forma en que los animales hacen uso de

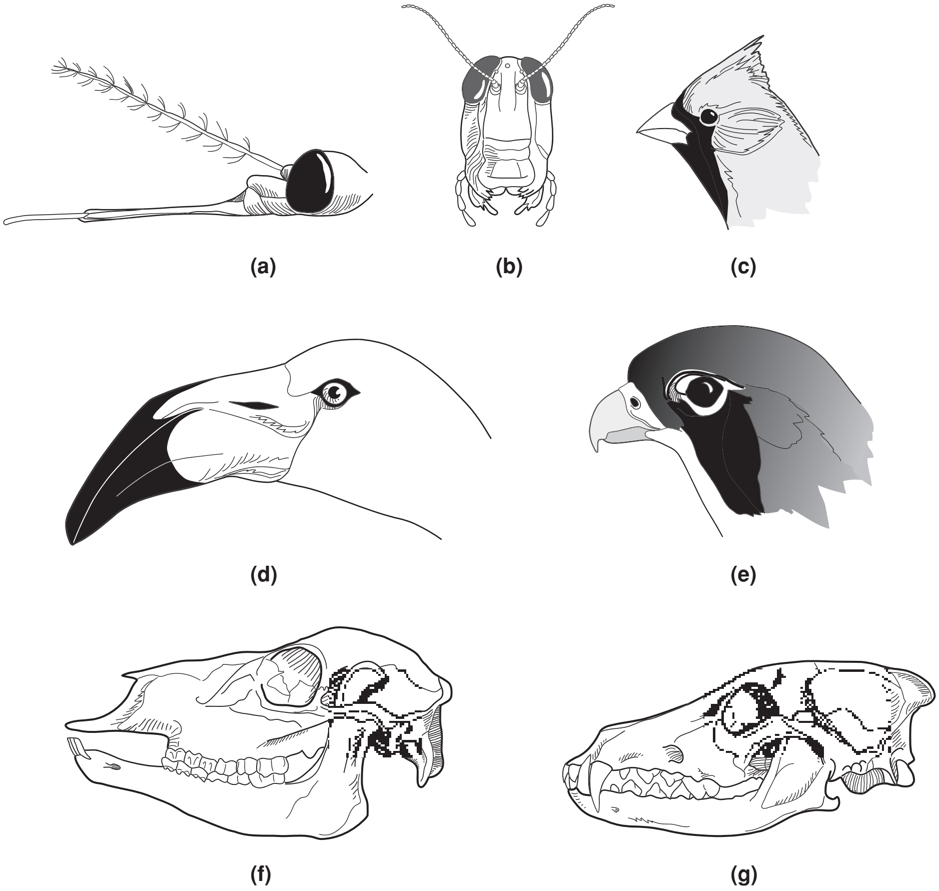


Figura 7.1 | Las partes bucales reflejan como los organismos obtienen su alimento. **(a)** Las partes bucales punzantes de un mosquito. **(b)** Las partes bucales masticadoras de un saltamontes. **(c)** El pico fuerte y cónico del ave comedora de semillas. **(d)** El pico torcido de un flamenco. **(e)** El pico corvo desgarrante de un halcón. **(f)** Los molares afilados del ciervo, un herbívoro. **(g)** Los dientes caninos y cortantes de un mamífero carnívoro, el coyote.

los tejidos vegetales y animales como fuentes de alimentación. Aquellos que se alimentan exclusivamente de tejidos vegetales se denominan **herbívoros**. Los animales que se alimentan exclusivamente de tejidos de otros animales se denominan **carnívoros**, mientras que los que se alimentan tanto de tejidos vegetales como animales se llaman **omnívoros**. Además, los animales que ingieren materia vegetal y animal muerta, llamada detritos, son comedores de detritos o **detritívoros** (véase el Capítulo 21). Cada uno de estos cuatro grupos de formas de alimentación posee adaptaciones características que les permiten aprovechar la dieta diferente.

Herviborismo

Los herbívoros se clasifican según el tipo de material vegetal que comen. Los pastadores se alimentan de material de follaje, especialmente pastos. Los ramoneadores se alimentan principalmente de material leñoso. Los granívoros se alimentan de semillas y los frugívoros comen fruta. Otros tipos de animales herbívoros tales como los carpinteros chupasavia (*Sphyrapicus* spp.) y los insectos chupadores de savia como los áfidos se alimentan de savia; y los colibríes, las mariposas, y una variedad de especies de polillas y hormigas comen néctar de plantas (nectívoros).

Los herbívoros pastadores y los ramoneadores, con algunas excepciones, viven con una dieta de alto contenido de celulosa. De esta manera, enfrentan muchos problemas alimenticios. Sus alimentos son ricos en carbono, pero pobres en proteínas. La mayoría de los carbohidratos se encuentran en la celulosa no digerible y las proteínas están en los componentes químicos. Al carecer de las enzimas necesarias para digerir la celulosa, los herbívoros dependen de las bacterias y protozoos especializados que viven en sus tractos digestivos. Estas bacterias y protozoos digieren la celulosa y las proteínas y sintetizan ácidos grasos, aminoácidos, proteínas y vitaminas. En la mayoría de los vertebrados, las bacterias y protozoos se concentran en el esófago (desde la boca hasta los intestinos) o en la porción caudal del intestino (Figura 7.2a). En este medio ambiente anaeróbico (libre de oxígeno), la respiración aeróbica (véase el Apartado 6.1) se reemplaza con la fermentación. La **fermentación**, que convierte los azúcares en ácidos orgánicos y alcoholes en ausencia de oxígeno, es un proceso menos eficiente que la respiración aeróbica.

En los insectos herbívoros, las bacterias y protozoos habitan en la porción caudal del intestino. Algunas especies de escarabajos de la madera y avispas consumidoras de celulosa dependen de los hongos. Estos insectos portan esporas de hongos en forma externa cuando invaden la madera nueva.

Los rumiantes, como el ganado bovino y el ciervo, son ejemplos de herbívoros anatómicamente especializados para la digestión de celulosa. Poseen un sistema digestivo altamente complejo que consiste en un estómago de cuatro compartimentos: rumen (del cual el grupo obtiene su nombre), retículo, omaso y abomaso (o estómago verdadero) (Figura 7.2b), y un intestino largo. El rumen y el recto, habitados por bacterias anaeróbicas y protozoos, funcionan como cubas de fermentación. Estos microbios descomponen la celulosa en nutrientes útiles. Los rumiantes han desarrollado importantes glándulas salivales que excretan sustancias que permiten la regulación de la acidez (pH) y la química en el rumen.

Cuando los rumiantes pastan, mastican su alimento de manera rápida. La sustancia alimenticia desciende al rumen y al retículo, donde con la adición de agua se ablanda como una pulpa, se amasa con la acción muscular y las bacterias la fermentan. Lentamente los animales regurgitan el alimento, lo vuelven a masticar para reducir el tamaño de partículas vegetales, de esta manera lo vuelven más accesible a los microbios, y lo vuelven a tragar. La masa nuevamente ingresa al rumen. La sustancia más delicada entra al retículo. Las contracciones la impulsan hacia el tercer compartimiento u omaso, donde posteriormente se la digiere y finalmente pasa al abomaso, o verdadero estómago glandular.

El proceso digestivo llevado a cabo por los microorganismos en el rumen produce ácidos grasos. Estos ácidos rápidamente absorbidos por la pared del rumen hacia el torrente sanguíneo, aportan al rumiante una muy importante fuente de energía alimenticia. El rumiante digiere muchas de las células microbianas en el abomaso para recapturar aún más la energía y los nutrientes. La acción bacteriana posterior descompone los carbohidratos complejos en azúcares. Además para continuar llevando a cabo la fermentación, las bacterias también sintetizan vitaminas del complejo B y aminoácidos.

La mayor parte de la digestión de los rumiantes se lleva a cabo en el intestino anterior. Entre los no rumiantes, como los conejos y los caballos, la digestión tiene lugar de forma menos eficiente en el intestino posterior. Los herbívoros vertebrados no rumiantes, como los caballos, tienen estómagos simples, tractos intestinales largos que demoran el pasaje del alimento a través de intestino, y un ciego bien desarrollado, que es una bolsa adherida al colon y es donde tiene lugar la fermentación (Figura 7.2a).

Los lagomorfos (conejos, liebres y pikas) recurren a una forma de coprofagia, la ingestión de materia fecal para la posterior extracción de nutrientes. Parte del material de la planta ingerido ingresa al ciego (véase la Figura 7.2a) y parte entra al intestino en forma de pequeñas bolas secas. En el ciego, los microorganismos procesan el material ingerido y lo expulsan hacia el intestino grueso y luego sale del cuerpo en forma de bolitas verdes blandas y húmedas. Los lagomorfos vuelven a ingerir las bolitas blandas, que poseen un contenido mucho mayor de proteínas y un menor contenido de fibra cruda que las bolitas fecales duras. La coprofagia recicla de un 50 a un

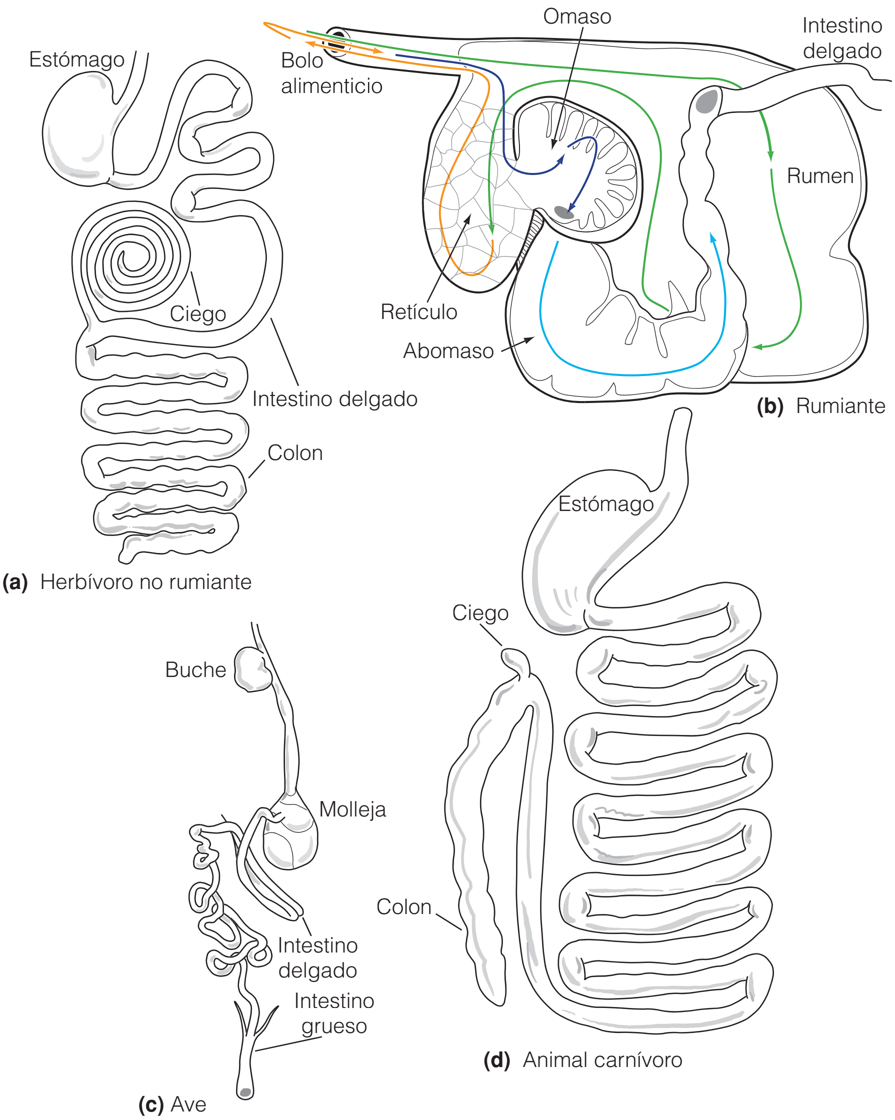


Figura 7.2 | **(a)** Tracto digestivo de un herbívoro no rumiante, que se caracteriza por tener un intestino largo y un ciego bien desarrollado. **(b)** El estómago del rumiante. El estómago de cuatro compartimentos compuesto por rumen, recto, omaso y abomaso. El alimento ingresa al rumen y al recto. El rumiante regurgita el material fermentado (bolo alimenticio) y la vuelve a masticar. Un material más delicado entra al recto y luego al omaso y abomaso. Material más grueso entra al rumen para la fermentación posterior. **(c)** El tracto digestivo de un pájaro con el buche, el estómago o molleja. **(d)** El tracto digestivo relativamente simple de un mamífero carnívoro, compuesto por el esófago, el estómago (colectivamente el intestino anterior), el intestino delgado, y un ciego pequeño y el intestino grueso (colectivamente el intestino posterior).

80 por ciento de las heces. La reingestión es importante ya que las bolitas, que funcionan como «rumen externo», aportan vitaminas del grupo B sintetizadas bacteriológicamente y aseguran una digestión más completa de la sustancia seca y un mejor uso de las proteínas. La coprofagia está muy extendida entre los animales que se alimentan de detritos, como los escarabajos que comen madera y los milpiés que ingieren las pequeñas bolitas después de que han sido enriquecidas por la actividad microbiana.

Los pájaros comedores de semillas (aves gallináceas, como los pollos, pichones, palomas, y muchas clases de pájaros cantores) poseen tres cámaras separadas. La primera es una bolsa en el esófago llamada buche, que es un reservorio para el alimento que pasa hacia el estómago (Figura 7.2c). El estómago segrega enzimas para comenzar la digestión. Luego la comida pasa a la molleja, la que funciona como un poderoso órgano moledor. Los pájaros ayudan a la acción de moler de la molleja tragando pequeños guijarros y grava, o arenilla.

Entre los peces marinos, las especies herbívoras son pequeñas y es común que habiten en los arrecifes de coral. Caracterizados por una gran diversidad (muchas especies diferentes), conforman casi el 25 al 40 por ciento de la biomasa de peces de los arrecifes. Estos peces herbívoros se alimentan de algas que, al contrario del alimento de los herbívoros terrestres, carecen de lignina y otros compuestos de carbono estructurales que son más difíciles de digerir. Acceden a los nutrientes dentro de las células de las algas a través de uno o más de los cuatro tipos de mecanismos digestivos. En algunos peces con delgadas paredes estomacales, el bajo pH (ácido) del estómago debilita las paredes de las células de las algas y permite que las enzimas digestivas accedan a los contenidos de las células. Los peces que poseen estómagos como mollejas ingieren material inorgánico que de manera mecánica rompen las células de las algas para liberar nutrientes. Algunos peces de arrecife poseen mandíbulas especializadas que trituran o muelen el material de las algas antes que llegue al intestino. Otros peces dependen de la fermentación microbiana en el intestino posterior para ayudar a la rotura de las células de las algas. Estos cuatro tipos no son mutuamente excluyentes. Algunos herbívoros marinos pueden combinar un bajo pH estomacal o moler y triturar con fermentación microbiana en el intestino posterior.

Carnivorismo

Los herbívoros son la fuente de energía para los carnívoros, los comedores de carne. A diferencia de los herbívoros, los carnívoros no se enfrentan con los problemas relacionados con la digestión de celulosa o la calidad de la comida. Dado que existe poca diferencia en la composición química entre la carne de presa y la carne de los depredadores, los carnívoros no afrontan ningún problema en la digestión y asimilación de los nutrientes de su presa. Su mayor problema es obtener una cantidad de alimento suficiente.

Al carecer de la necesidad de digerir compuestos de celulosa complejos, los carnívoros tienen intestinos cortos y estómagos simples (Figura 7.2d). En los carnívoros mamíferos, el estómago es poco más que un tubo hueco expandido con paredes musculares. Almacena y mezcla los alimentos, agregando mucus, enzimas, y ácido clorhídrico para acelerar la digestión. En aves carnívoras como los halcones y las lechuzas, la molleja es poco más que un bolsillo extensible con músculos reducidos en el que la digestión, iniciada en el estómago anterior continúa. En las lechuzas y los halcones, la molleja funciona como una barrera contra el pelo, huesos y plumas, que estas aves regurgitan y expelen por la boca en forma de bolitas.

Omnivorismo

Los omnívoros comprenden a los animales que se alimentan tanto de vegetales como de animales. Los hábitos de muchos omnívoros varían con las estaciones, etapas del ciclo de vida y con su tamaño y tasa de crecimiento. El zorro rojo (*Vulpes vulpes*), por ejemplo, se alimenta de arándanos, manzanas, cerezas, bellotas, hierbas, saltamontes, grillos, escarabajos y pequeños roedores (Figura 7.3). El oso negro (*Ursus americanus*) se alimenta mucho de la vegetación (hojas, brotes, frutos secos, arándanos, corteza de árbol) complementados con abejas, escarabajos, grillos, hormigas, peces, y mamíferos de tamaño pequeño a mediano.

7.2 | Los animales tienen diferentes necesidades nutricionales

Los animales necesitan elementos minerales (véase la Tabla 6.1) y 20 aminoácidos, 14 de los cuales son esenciales que el cuerpo no puede sintetizar y por lo tanto la dieta tiene que suministrarlos. Estas necesidades nutricionales difieren poco entre los vertebrados e invertebrados. Los insectos, por ejemplo, poseen los mismos requerimientos dietarios que los vertebrados, si bien necesitan más potasio, fósforo, y magnesio y menos calcio, sodio, y cloro que los vertebrados. La fuente fundamental de la mayoría de estos nutrientes son los vegetales. Por esta razón, la cantidad y calidad de los vegetales afectan la nutrición de los consumidores herbívoros. Cuando la cantidad de comida es insuficiente, los consumidores pueden sufrir de desnutrición aguda, abandonan la zona, o pasan hambre. En otras circunstancias, la cantidad de comida puede ser suficiente para paliar el hambre, pero su baja calidad afecta la reproducción, la salud y la longevidad.

El vegetal de mayor calidad como alimento para los herbívoros, vertebrados e invertebrados, tiene alto contenido de nitrógeno en forma de proteínas. Según el contenido de nitrógeno de sus alimentos aumenta, su asimilación de la planta mejora, aumentando el crecimiento, el éxito reproductivo y la supervivencia. El nitrógeno se concentra en las puntas en crecimiento, hojas nuevas y brotes de plantas. Su contenido se va reduciendo a medida que las hojas y ramillas maduran y envejecen. Los herbívoros se han adaptado a este período de nuevo crecimiento. Las larvas de los insectos herbívoros son más abundantes al comienzo de la estación de crecimiento y completan su crecimiento antes que maduren las hojas. Muchos vertebrados herbívoros como el ciervo, dan a luz a sus crías al comienzo de la temporada de crecimiento, cuando se conseguirán las plantas más ricas en proteínas para alimentar a sus crías.

Si bien la disponibilidad y la temporada influyen fuertemente en la selección del alimento, tanto los herbívoros vertebrados como los invertebrados muestran alguna preferencia por los vegetales más ricos en nitrógeno, los que probablemente detectan mediante el sabor y el olor. Por ejemplo, el castor muestra una marcada preferencia por los sauces (*Salix* spp.) y el álamo (*Populus* spp.), dos especies que cuentan con un alto contenido de nitrógeno. Los receptores químicos en la nariz y boca del ciervo animan o desaniman el consumo de determinados alimentos. Durante la sequía, los compuestos a base de nitrógeno están concentrados en cierto tipo de vegetales, volviéndolos más atractivos y vulnerables para los insectos herbívoros. No obstante, la preferencia por determinados vegetales tiene poca importancia si no están disponibles. La selección del alimento por parte de los herbívoros es una interacción entre calidad, preferencia y disponibilidad (véase Perfil de investigadores: Martin Wikelski).

La necesidad de alimentos de calidad difiere entre los herbívoros. Los animales rumiantes, como ya lo destacáramos, pueden subsistir con sustancias vegetales ásperas o de menor calidad, ya que las bacterias en el rumen pueden sin-

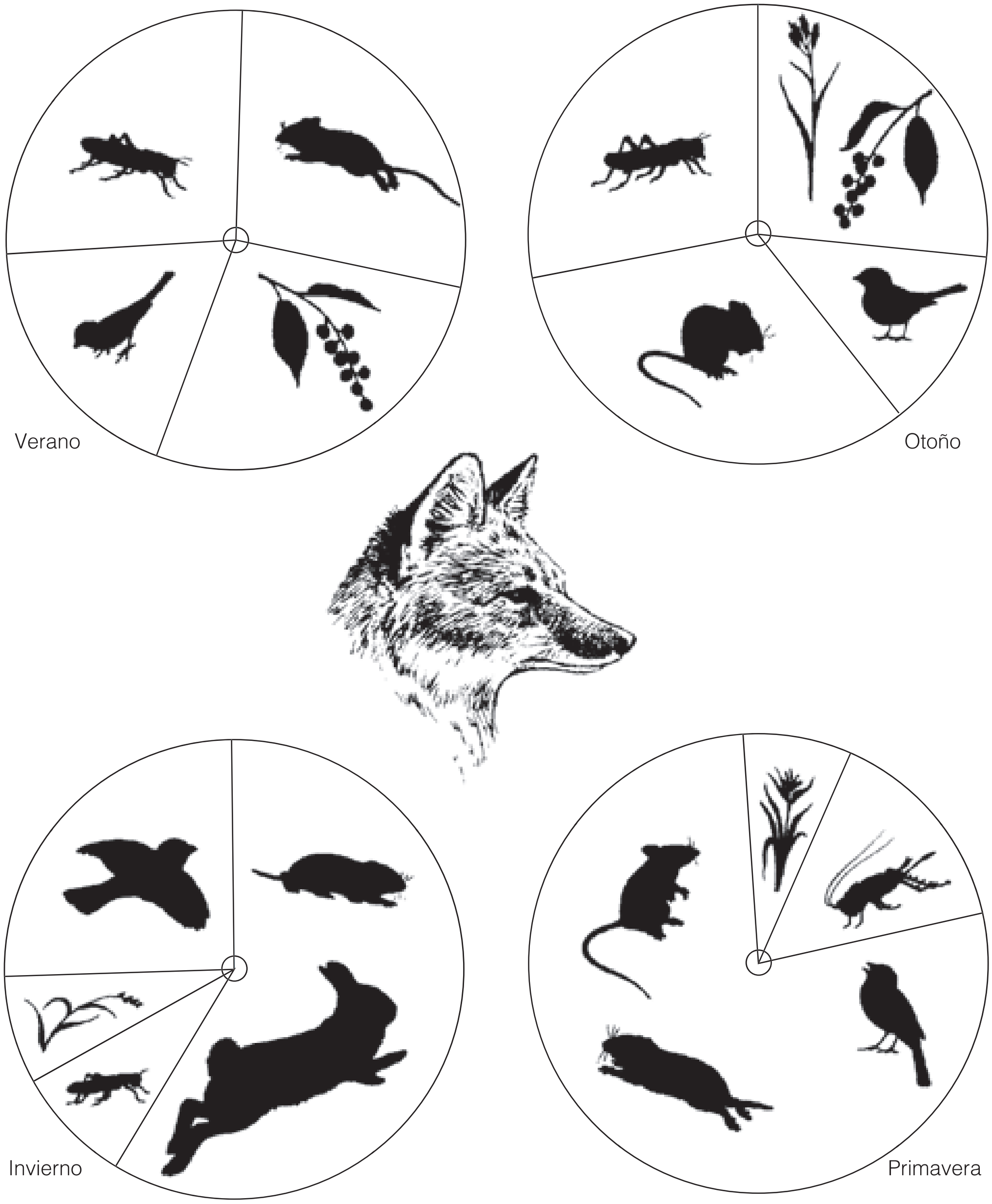


Figura 7.3 | El zorro rojo es un ejemplo de omnívoro. Se alimenta tanto de plantas como de animales. Su dieta varía con las estaciones. Nótese la preponderancia de las frutas y los insectos en el verano y otoño y de roedores y conejos en invierno y primavera.

tetizar elementos necesarios como la vitamina B1 y ciertos aminoácidos a partir de simples compuestos a base de nitrógeno. En consecuencia, el contenido calórico y los nutrientes de un alimento determinado podrían no reflejar su verdadero valor nutritivo para el rumiante. Los herbívoros no rumiantes requieren una cantidad mayor de proteínas complejas en sus alimentos. Los herbívoros que comen semillas explotan la concentración de nutrientes de las semillas. Entre los carnívoros, la cantidad es más importante que la calidad. Los carnívoros rara vez tienen un problema dietario debido a que consumen animales que han resintetizado y almacenado proteínas y otros nutrientes de las plantas en sus tejidos.

7.3 | La disponibilidad de minerales afecta al crecimiento y la reproducción de los animales

La disponibilidad de minerales también parece influir en la abundancia y estado físico de algunos animales. Un nutriente esencial que ha recibido atención es el sodio, a menudo uno de los nutrientes menos disponibles en los ecosistemas terrestres. En las áreas del suelo con deficiencia de sodio, los animales herbívoros se enfrentan a un suministro inadecuado de sodio en sus dietas. Se ha detectado el problema en los herbívoros australianos como los canguros, en los elefantes africanos (*Laxodonta africana*), en los roedores, en el ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*), y en el alce (*Alces alces*).

La deficiencia de sodio puede influir en la distribución, conducta y fisiología de los mamíferos, especialmente en los herbívoros. La distribución espacial de los elefantes en el Parque Nacional Wankie en Africa central parece relacionarse estrechamente con el contenido de sodio del agua para beber. La mayoría de los elefantes están en los pozos de agua con mayor contenido de sodio. Tres mamíferos herbívoros: el conejo (*Oryctolagus cuniculus*), el alce, y el ciervo de cola blanca, experimentan la falta de sodio en partes de su territorio de distribución. En las zonas carentes de sodio en el Sudoeste de Australia, el conejo fabrica reservas de sodio en sus tejidos durante la estación sin cría. Estas reservas se vuelven escasas cerca del fin de la estación de cría, forzando a los conejos a pastar de forma selectiva sobre plantas ricas en sodio, a menudo hasta el punto de mermar las poblaciones de estas plantas.

Los rumiantes afrontan graves carencias de minerales en la primavera. Atraídos por los nuevos brotes, el ciervo, el borrego cimarrón (Ovis canadensis), la cabra de las nieves (*Oreamnos americanus*), el ciervo (*Cervus elaphus*) y el ganado bovino y equino doméstico se alimentan de nuevos y suculentos brotes de pasto, pero con altos costos fisiológicos. La vegetación es de mucho mayor contenido de potasio en relación al calcio y al magnesio en la primavera que durante el resto del año. Esta gran ingesta de potasio estimula la secreción de la aldosterona, la principal hormona que estimula la retención de sodio en los riñones. Aunque la aldosterona estimula la retención de sodio, también facilita la excreción de potasio y magnesio. Ya que las concentraciones de magnesio en los tejidos blandos y en los depósitos del esqueleto son escasas en los herbívoros, estos animales experimentan deficiencia de magnesio. Esta deficiencia ocasiona un rápido comienzo de la diarrea y a menudo espasmos musculares (tetania). La carencia más tarde llega a las hembras en gestación y en el comienzo del crecimiento del cuerno en el ciervo macho y en el alce, momento en que las necesidades de minerales son altas.

Para contrarrestar este desequilibrio de minerales que se da en primavera, los herbívoros grandes buscan lamederos minerales: lugares del paisaje donde los animales se concentran para satisfacer sus necesidades de minerales comiendo el suelo rico en minerales (Figura 7.4). Si bien el cloruro de sodio se asocia con los lamederos minerales, los fisiólogos animales suponen que no es sodio lo que buscan los animales, sino magnesio y en el caso del borrego cimarrón, de las cabras de montaña y del ciervo, también calcio.

El tamaño del ciervo, el desarrollo de sus cuernos y su éxito reproductivo se relacionan con la nutrición. No habiendo diferencias en el resto de factores, solamente el ciervo que obtiene alimentos de alta calidad adquiere cuernos grandes. Los ciervos con dietas de bajo contenido de calcio, fósforo, y proteínas muestran un crecimiento atrofiado y los machos sólo desarrollan cuernos con puntas delgadas.

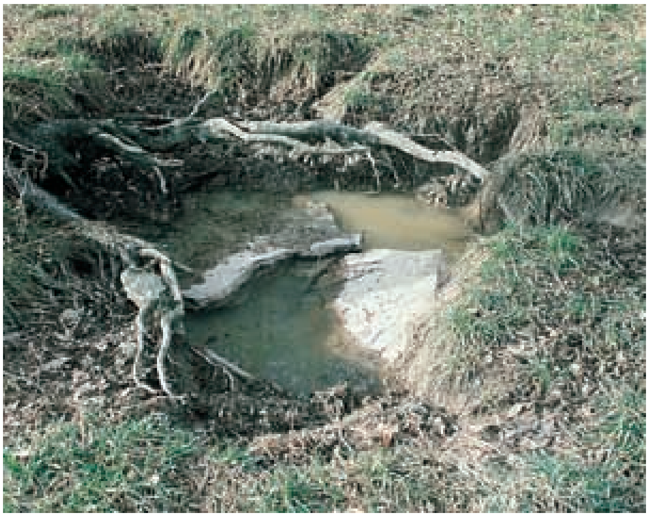


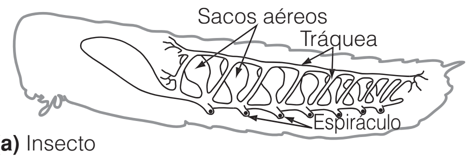
Figura 7.4 | Lamedero mineral usado por un ciervo cola blanca.

7.4 | Los animales necesitan oxígeno para liberar la energía contenida en los alimentos

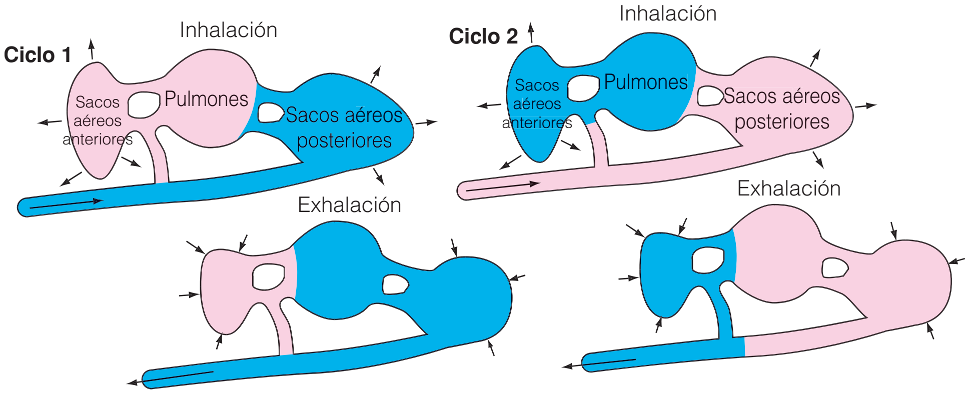
Los animales obtienen su energía de los compuestos orgánicos del alimento que ingieren. Liberan esta energía principalmente a través de la respiración aeróbica, que requiere oxígeno (véase el Apartado 6.1). Los animales terrestres consiguen fácilmente el oxígeno de la atmósfera. Sin embargo, para los animales acuáticos, el oxígeno puede estar limitado y su obtención es problemática (véase el Apartado 4.6).

Las diferencias en los medios de captación de oxígeno entre los animales terrestres y acuáticos reflejan la disponibilidad de oxígeno en los dos ambientes. Minúsculos organismos terrestres toman oxígeno por difusión a través de la superficie del cuerpo. Los insectos poseen conductos traqueales que se abren hacia afuera por medio de aberturas (o espiráculos) en la pared del cuerpo (Figura 7.5a). Los conductos traqueales transportan el oxígeno directamente hacia las células del cuerpo.

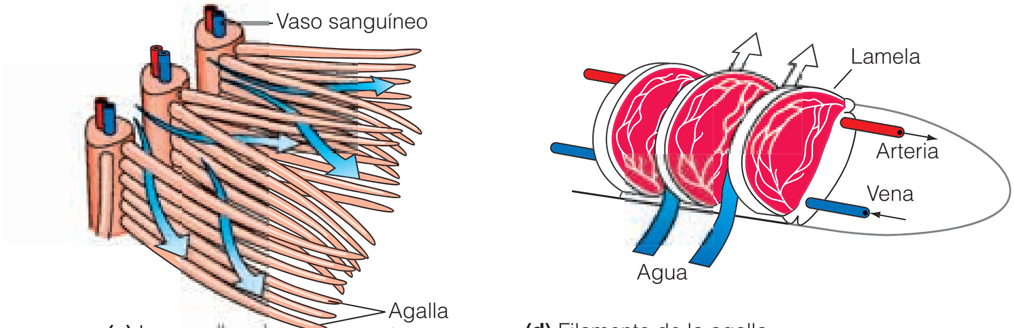
Ante la incapacidad de satisfacer los requerimientos por difusión directa del oxígeno a través de la superficie del cuerpo, los animales terrestres más grandes (mamíferos, aves y reptiles) poseen pulmones. Contrariamente a los sistemas traqueales que se bifurcan en el cuerpo del insecto, los pulmones están restringidos a un solo lugar. Estructuralmente, los pulmones tienen innumerables sacos pequeños que aumentan la superficie por la cual el oxígeno se difunde con facilidad hacia el torrente sanguíneo. Los anfibios toman oxígeno por medio de una combinación de los pulmones y de la


Sacos aéreos
Tráquea
Espiráculo

(a) Insecto

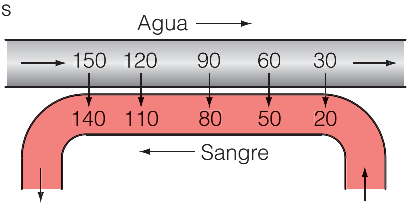

Ciclo 1
Inhalación
Sacos aéreos anteriores
Pulmones
Sacos aéreos posteriores
Exhalación
Ciclo 2
Inhalación
Sacos aéreos anteriores
Pulmones
Sacos aéreos posteriores
Exhalación

(b) Pulmón de ave


Vaso sanguíneo
Agalla filamentos
Lamela
Arteria
Vena
Agua

(c) Las agallas de cada pez tienen dos hileras de filamentos

(d) Filamento de la agalla


Agua
150
120
90
60
30
140
110
80
50
20
Sangre

(e) Agua y sangre que fluye a través de las lamelas

Figura 7.5 | Sistemas respiratorios. **(a)** Sistema traqueal y los espiráculos de un insecto (saltamontes). El aire ingresa a los conductos de la tráquea a través de los espiráculos, aberturas sobre las paredes del cuerpo. **(b)** El intercambio de gases en el pulmón del ave requiere de dos ciclos que comprenden inhalación y exhalación. Durante la primera inhalación, la mayor parte del aire fluye por los pulmones hacia un saco de aire posterior. Ese aire atraviesa los pulmones en la exhalación y la próxima inhalación finaliza en el saco de aire anterior. Al mismo tiempo, los sacos de aire posteriores toman más aire. Este modelo de flujo permite que la sangre oxigenada abandone los pulmones con la mayor cantidad posible de oxígeno. **(c)** El pez obtiene oxígeno del agua por medio de las branquias. Los filamentos de las branquias poseen placas achatadas llamadas lamelas. **(d)** La sangre fluye a través de los capilares dentro de las lamelas y toma oxígeno del agua por medio de un intercambio a contracorriente. El agua fluye a través de la lamela en dirección contraria al flujo de la sangre. La sangre ingresa a la branquia con bajo contenido de oxígeno. A medida que corre por las lamelas, toma más y más oxígeno del agua. El agua que fluye en dirección opuesta en forma gradual pierde más y más su oxígeno. Los números se refieren a la concentración O_2.

piel vascularizada. Las salamandras sin pulmones son una excepción, éstas viven en un ambiente húmedo y toman oxígeno directamente a través de la piel.

Además de los pulmones, las aves poseen sacos aéreos accesorios que actúan como fuelles que mantienen el aire fluyendo por los pulmones al inhalar y exhalar (Figura 7.5b).

El aire fluye en una sola dirección, formando un circuito continuo por el sistema interconectado, tanto si el ave está inhalando o exhalando. Durante la inhalación, la mayor parte del aire se desvía de los pulmones y entra al saco aéreo posterior. Luego el aire pasa a través de los pulmones el saco aéreo anterior, mientras que al mismo tiempo, el saco aéreo posterior toma más aire.

En los ambientes acuáticos, los organismos tienen que tomar oxígeno del agua u obtener oxígeno del aire mediante distintos medios. Los mamíferos marinos como las ballenas y los delfines van a la superficie para expeler dióxido de carbono y tomar aire con oxígeno para los pulmones. Algunos insectos acuáticos suben a la superficie para llenar el sistema traqueal con aire. Otros, como los escarabajos buceadores, portan una burbuja de aire con ellos cuando se sumergen. Al mantenerla debajo de las alas, la burbuja de aire toma contacto con los espiráculos del abdomen.

Los peces, los principales vertebrados acuáticos, bombean agua a través de la boca. El agua pasa por unas hendiduras de la faringe, fluye por las branquias y sale por la parte de atrás de los opérculos (Figura 7.5c). El contacto cercano con el rápido flujo de agua sobre las branquias permite los intercambios de oxígeno y dióxido de carbono entre el agua y las branquias (Figura 7.5d). El agua que pasa por las branquias fluye en dirección opuesta a la de la sangre, produciendo un intercambio a contracorriente. Como la sangre fluye a través de los capilares, se carga más y más de oxígeno. También encuentra más y más concentración de oxígeno en el agua dado que ésta está comenzando a pasar por las branquias. Mientras el agua continúa fluyendo, se encuentra con la sangre con una menor concentración de oxígeno y ayuda a la captación de oxígeno por medio del proceso de difusión (Figura 7.5e).

7.5 | La regulación de las condiciones internas implica la homeostasis y la retroalimentación

En un medio ambiente físico siempre cambiante, los organismos deben mantener un ambiente interno bastante constante dentro de los estrechos límites requeridos por sus células, órganos y sistemas enzimáticos. Necesitan alguna forma de regular su medio interno con relación a las condiciones externas incluyendo la temperatura corporal, el equilibrio hídrico, el pH y la cantidad de sales en los fluidos y tejidos. Por ejemplo, el cuerpo humano debe mantener la temperatura interna dentro de un rango estrecho de alrededor de 37 °C. Un aumento o disminución de sólo unos pocos grados en este valor o punto podría resultar fatal. El mantenimiento de un ambiente interno constante en un ambiente externo variable se llama **homeostasis.**

Cualesquiera que sean los procesos involucrados en la regulación del ambiente interno de un organismo, la homeostasis depende de la retroalimentación negativa, lo que significa que cuando el sistema se desvía del estado normal o deseado, los mecanismos funcionan para restituir el sistema a ese estado. El termostato que controla la temperatura de su casa es un ejemplo de un sistema de retroalimentación negativa. Si deseamos que la temperatura de la habitación sea de 20 °C (68 F), fijamos ese punto en el termostato. Cuando la temperatura del aire de la habitación cae por debajo de ese punto, un dispositivo sensible a la temperatura dentro del termostato activa el interruptor que enciende la caldera. Cuando la temperatura de la habitación alcanza el punto establecido, el termostato responde cerrando la caldera. Si el termostato dejase de funcionar correctamente y no detuviese la caldera, entonces la caldera continuaría calentando, la temperatura continuaría aumentando, y la caldera finalmente se sobrecalentaría, produciendo un incendio o un desperfecto mecánico.

Una diferencia clave entre los sistemas mecánico y viviente es que en los sistemas vivientes, el punto establecido no está fijado firmemente como lo es con frecuencia en los sistemas mecánicos. En su lugar, los organismos tienen rangos limitados de tolerancia, llamados **mesetas homeostáticas.** Los sistemas homeostáticos funcionan entre unos valores mínimos y máximos usando retroalimentación negativa para regular la actividad por encima o por debajo del punto establecido. Si el sistema se desvía de ese punto, sobreviene una respuesta de retroalimentación negativa, un mecanismo de control inhibe cualquier movimiento fuerte que lo aleje del punto fijado. Entre los animales, el control de la homeostasis es tanto fisiológico como de comportamiento.

Un ejemplo es la regulación de la temperatura en los seres humanos (Figura 7.6). La temperatura normal, o el punto fijado, para los humanos es de 37 °C. Cuando la temperatura del ambiente se eleva, los mecanismos sensores de la piel detectan el cambio. Envían un mensaje al cerebro, el que automáticamente retransmite el mensaje a los receptores que aumentan el flujo sanguíneo hacia la piel, produciendo la transpiración y estimulando las respuestas de comportamiento. El agua excretada a través de la piel se evapora, enfriando el cuerpo. Cuando la temperatura ambiente cae por debajo de un determinado punto, tiene lugar otra reacción. Esta vez, reduce el flujo sanguíneo y produce escalofríos, un ejercicio muscular involuntario que provoca más calor.

Si la temperatura ambiente se vuelve extrema, el sistema homeostático se interrumpe. Cuando tiene demasiado calor, el cuerpo no puede perder calor con suficiente rapidez para mantener la temperatura normal. El metabolismo se acelera, aumentando aún más la temperatura corporal, hasta que ocurre la muerte a causa de un golpe de calor. Si la temperatura ambiental baja demasiado, los procesos metabólicos se hacen más lentos, ocasionando la disminu-

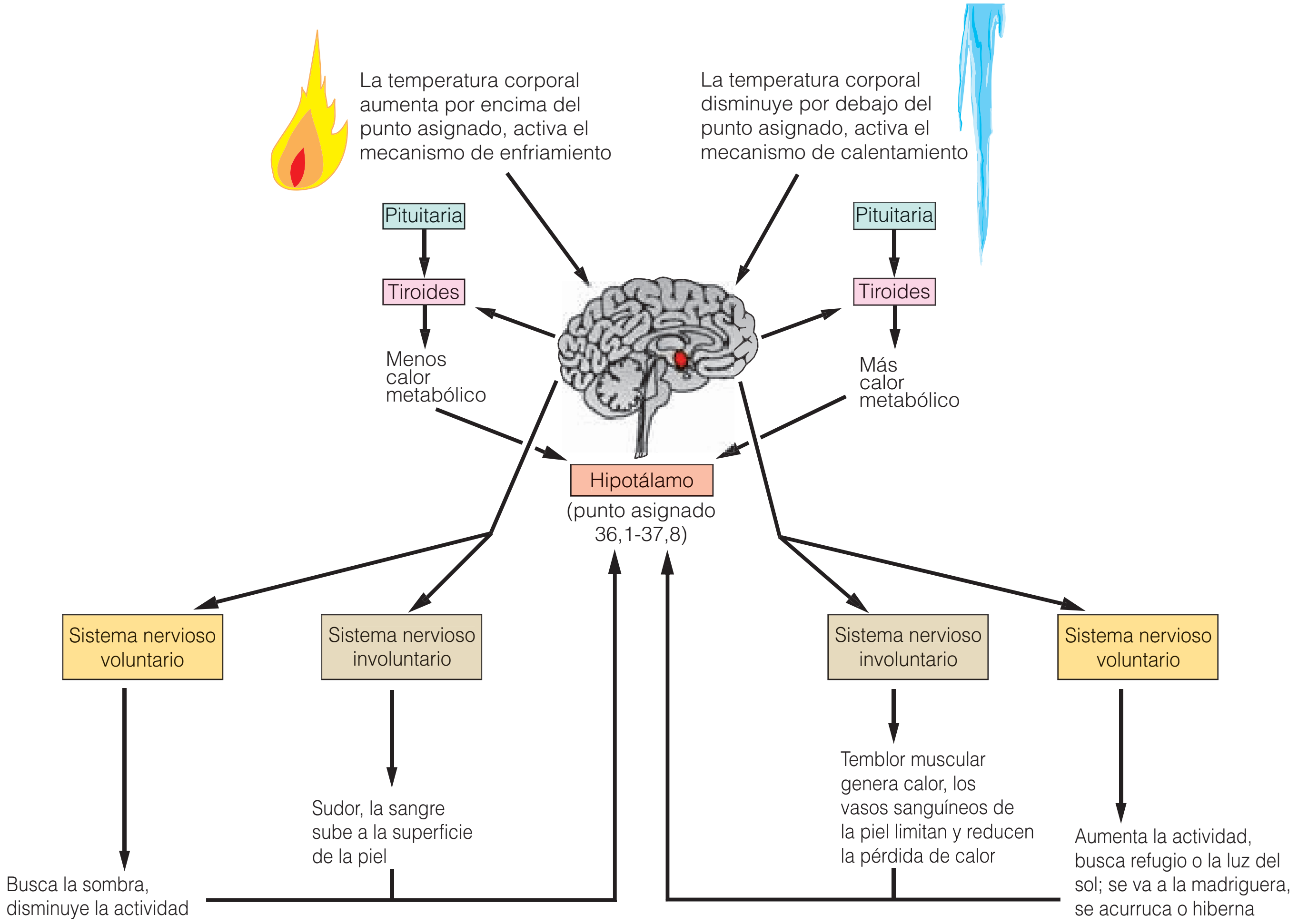

La temperatura corporal aumenta por encima del punto asignado, activa el mecanismo de enfriamiento
La temperatura corporal disminuye por debajo del punto asignado, activa el mecanismo de calentamiento
Pituitaria
Tiroides
Menos calor metabólico
Pituitaria
Tiroides
Más calor metabólico
Hipotálamo
(punto asignado 36,1-37,8)
Sistema nervioso voluntario
Sistema nervioso involuntario
Sistema nervioso involuntario
Sistema nervioso voluntario
Busca la sombra, disminuye la actividad
Sudor, la sangre sube a la superficie de la piel
Temblor muscular genera calor, los vasos sanguíneos de la piel limitan y reducen la pérdida de calor
Aumenta la actividad, busca refugio o la luz del sol; se va a la madriguera, se acurruca o hiberna

Figura 7.6 | La termorregulación es un ejemplo de homeostasis en acción. El hipotálamo en el cerebro recibe retroalimentación o detecta la temperatura de la sangre que llega del interior del cuerpo. Si la temperatura del interior del cuerpo se eleva, responde en consecuencia de dos maneras, activando el sistema nervioso autónomo (o involuntario) y el voluntario y el sistema endocrino.

ción de la temperatura del cuerpo, hasta que se produce la muerte por congelación.

7.6 | Los animales intercambian energía con el medio ambiente que los rodea

Los animales se diferencian sustancialmente de los vegetales en sus relaciones térmicas con el entorno. Los animales pueden producir calor mediante el metabolismo y su movilidad les permite buscar o liberar el calor y el frío.

La estructura corporal influye en el intercambio de calor entre los animales y el ambiente externo. Consideremos el modelo térmico simple de un cuerpo animal (Figura 7.7). El interior o núcleo del cuerpo debe regularse dentro de un rango definido de temperaturas. Por el contrario, la temperatura del ambiente que rodea al cuerpo del animal varía. Sin embargo, la temperatura de la superficie del cuerpo no es la misma que la temperatura del aire o del agua en los cuales vive el animal, pero sí es la temperatura de una delgada capa de aire (o agua) llamada **capa superficial** que yace en la superficie, justo sobre y dentro del pelo, las plumas y las escamas. Por lo tanto, la temperatura de la superficie del cuerpo difiere de la temperatura del aire (o agua) y de la temperatura del centro del cuerpo. Separando el centro de la superficie del cuerpo están las capas de tejido muscular y graso, por los cuales gradualmente la temperatura va cambiando desde el centro a la superficie. Esta capa aislante influye en la **conductividad** térmica del organismo; es decir, la capacidad de intercambiar calor con el entorno.

Para mantener la temperatura del interior del cuerpo, el animal tiene que equilibrar las ganancias y las pérdidas de calor al ambiente. Lo hace mediante cambios en la tasa metabólica y el intercambio de calor. La zona del interior inter-

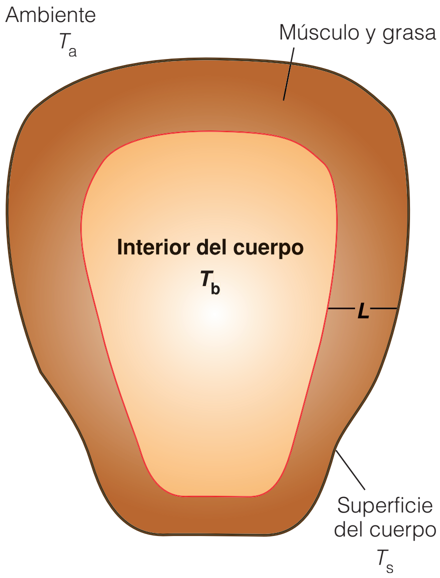


Figura 7.7 | Las temperaturas en el cuerpo del animal. La temperatura del interior del cuerpo es T_b, la temperatura ambiente es T_a, la temperatura de la superficie es T_s y L es el espesor de la capa externa del cuerpo.

cambia calor (producido por el metabolismo y almacenado en el cuerpo) con el área de la superficie mediante conducción, la transferencia de calor a través de un sólido. Este intercambio está influido por el espesor y la conductividad de la grasa y por el movimiento de la sangre a la superficie. La capa superficial intercambia calor con el entorno por convección, conducción, radiación y evaporación (véase Cuantificando la ecología 7.1: El intercambio térmico y regulación de la temperatura para una discusión cuantitativa sobre intercambio de calor y regulación térmica), todo bajo la influencia de las características de la piel y la cobertura del cuerpo.

Las condiciones ambientales externas influyen decisivamente en la forma en que los animales afrontan el estrés térmico. Como el aire posee un calor específico más bajo y absorbe menos radiación solar que el agua, los animales terrestres se enfrentan a cambios más peligrosos y radicales en su ambiente térmico que los animales acuáticos. La radiación solar entrante puede producir calor letal. La pérdida de calor radiante hacia el aire, en especial durante la noche, puede producir enfriamiento mortal. Los animales acuáticos viven en un ambiente más estable desde el punto de vista energético (véase el Capítulo 4), pero cuentan con una menor tolerancia a los cambios de temperatura.

7.7 | Los animales se clasifican en tres grupos según la regulación de la temperatura

Para regular la temperatura, algunos grupos de animales generan calor en forma metabólica. Esta producción interna de calor es la **endotermia,** que significa, «calor desde adentro». El resultado es la **homeotermia** (del griego *homeo*, «el mismo»), o el mantenimiento de una temperatura bastante constante independiente de las temperaturas externas. Otro grupo de animales adquiere calor principalmente desde el ambiente externo. Conseguir calor del ambiente se llama **ectotermia**, lo que significa, «calor desde afuera». Contrariamente a la endotermia, la ectotermia produce una temperatura corporal variable. Esto quiere decir que el mantenimiento de la temperatura del cuerpo se llama **poiquilotermia** (del griego *poikilos*, «múltiples» o «variados»).

Aves y mamíferos son **homeotermos**, popularmente llamados «de sangre caliente». Los peces, anfibios, reptiles, insectos y otros invertebrados son poiquilotermos, a menudo llamados «de sangre fría» ya que pueden estar fríos al tacto. Un tercer grupo regula la temperatura del cuerpo mediante endotermia en algunos momentos y ectotermia en otros. Estos animales son **heterotermos** (de *hetero*, «diferente»). Los heterotermos emplean ambas, la endotermia y la ectotermia, dependiendo de las situaciones ambientales y de las necesidades metabólicas. Los murciélagos, las abejas y los colibríes pertenecen a este grupo.

Los términos homeotermo y endotermo a menudo son utilizados simultáneamente, como lo son poiquilotermo y ectotermo, pero existe una diferencia. Ectotermo y endotermo hacen énfasis en los mecanismos que determinan la temperatura del cuerpo. Los otros dos términos, homeotermo y poiquilotermo, representan la naturaleza de la temperatura del cuerpo (ya sea constante o variable).

7.8 | Los poiquilotermos dependen de las temperaturas del entorno

Los poiquilotermos, como los anfibios, reptiles e insectos, adquieren calor fácilmente del ambiente y lo pierden con la misma rapidez. Las fuentes ambientales de calor controlan los índices del metabolismo y la actividad entre la mayoría de los poiquilotermos. Las temperaturas en aumento elevan la velocidad de la actividad enzimática, que controla el metabolismo y la respiración (Figura 7.8). Por cada 10 °C de aumento de la temperatura, la velocidad del metabolismo en los poiquilotermos aumenta el doble aproximadamente. Se vuelven activos solamente cuando la temperatura es lo suficientemente cálida. De manera inversa, cuando las temperaturas del ambiente caen, la actividad metabólica disminuye y los poiquilotermos se vuelven lentos.

Los poiquilotermos poseen un límite térmico superior e inferior que pueden tolerar. La mayoría de los poiquilotermos terrestres puede mantener una temperatura corporal durante el día relativamente constante a través del compor-

Perfil de investigadores | Martin Wikelski

Departamento de Ecología y Biología Evolutiva
Universidad de Princeton, Princeton, New Jersey

El aislado archipiélago de las islas Galápagos en las costas occidentales de Sudamérica es conocido por su asombrosa diversidad de vida animal y vegetal. Fue la diversidad de vida en estas islas lo que impresionó tanto al joven Charles Darwin y que forjara las bases para su teoría de la selección natural (véase el Capítulo 2). No obstante, un habitante de la fauna de las Galápagos ha encontrado una constante repulsión por parte de los visitantes históricos: la iguana marina, *Amblyrhynchus cristatus*. Por cierto, incluso el mismo Darwin comentó esto: «criatura de apariencia espantosa».

Las iguanas marinas están ampliamente distribuidas por todas las islas Galápagos y diferentes poblaciones varían drásticamente de tamaño (tanto en la longitud como en el peso). Debido a estas variaciones, muchas de las poblaciones de iguanas fueron consideradas por largo tiempo como especies separadas, si bien modernos estudios genéticos han confirmado que todas las poblaciones son parte de una sola especie. ¿Qué es lo que posiblemente explique esta marcada diferenciación en el tamaño del cuerpo entre las poblaciones? Este interrogante ha sido un punto central para la investigación del ecólogo Martin Wikelski de la Universidad de Princeton. Los estudios de Wikelski y sus colegas durante la década pasada han revelado una intrigante historia de limitaciones impuestas por las variaciones en el ambiente de las Galápagos sobre la evolución de estas asombrosas criaturas.

En una serie de estudios, Wikelski y sus colegas han examinado diferencias en el tamaño del cuerpo entre dos poblaciones de iguanas marinas que habitan las islas de Santa Fe y Genovesa. Las poblaciones de estas dos islas difieren marcadamente en el tamaño del cuerpo, con una longitud promedio de 25 cm (peso corporal máximo de 900 g) para los machos adultos en Genovesa en comparación con los 40 cm (peso corporal máximo de 3500 g) para los machos adultos en la isla de Santa Fe. Wikelski supuso que estas diferencias reflejaban limitaciones energéticas en las dos poblaciones bajo la forma de provisión de alimento.

Las iguanas marinas son reptiles herbívoros que se alimentan de algas intermareales y submareales sumergidas (algas marinas) a lo largo de los rocosos bordes de la isla, denominados prados de algas. Para cuantificar la disponibilidad de alimento para las poblaciones de iguanas, Wikelski y sus colegas cuantificaron la biomasa en pie y la productividad de los prados en las zonas de mareas de estas dos islas. Sus resultados muestran que el crecimiento de los prados de algas se correlaciona con las temperaturas de la superficie del mar. Las aguas de la zona de mareas de Santa Fe (la isla más al sur) son más frías que las de la Genovesa y como resultado tanto la longitud de las algas como la productividad de los prados son mucho mayores en la de Santa Fe.

Al examinar los patrones de ingestión de alimento y el crecimiento de los individuos marcados en las dos islas, Wikelski pudo demostrar que la ingesta de alimento limita el índice de crecimiento y en consecuencia el tamaño del cuerpo de las iguanas marinas, las que a su vez dependen de la disponibilidad de algas (Figura 1). Las diferencias de tamaño corporal entre las poblaciones de las dos islas pueden explicarse mediante las diferencias en la disponibilidad de alimento.

Las variaciones temporales en el clima y en las temperaturas de la superficie marina también influyen en la disponibilidad de alimento para las iguanas marinas en las islas Galápagos. Las iguanas marinas pueden vivir hasta 30 años, y las condiciones ambientales pueden cambiar radicalmente durante la vida de los individuos. Los acontecimientos de El Niño (véase el Apartado 3.8) por lo general se repiten con intervalos de 3 a 7 años, pero eran más frecuentes en la década de los años 90. Durante los años de El Niño en las islas Galápagos, las temperaturas superficiales del mar aumentan desde una temperatura promedio de 18 °C hasta un máximo de 32 °C cuando se alteran las corrientes frías oceánicas y los afloramientos de aguas frías. Como resultado, las especies de algas verdes y rojas, que son el alimento preferido de las iguanas marinas, desaparecen y son reemplazadas por las algas pardas, que las iguanas encuentran difíciles de digerir. Hasta un 90 por ciento de las poblaciones de

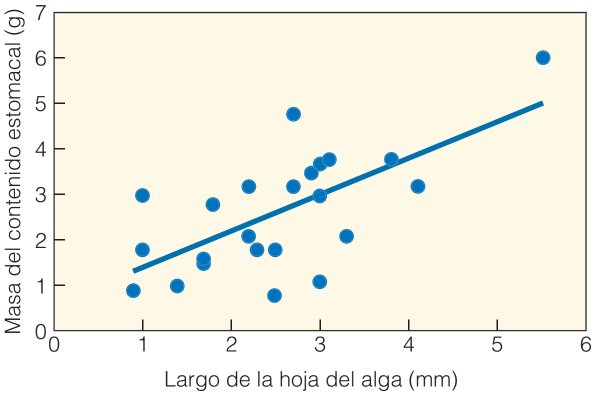


Figura 1 | La ingestión de alimento (masa seca en el estómago) para iguanas de una determinada longitud (200-250 mm) de ambas islas estudiadas aumenta con el aumento de la longitud de las algas del prado de la zona intermareal. (Adaptado de Wikelski et al. 1997.)

iguanas marinas en las islas pueden morir por falta de comida como consecuencia de estos cambios ambientales.

En un estudio de patrones de mortalidad durante los acontecimientos de El Niño de los años 90, Wikelski observó el más alto índice de mortalidad para los individuos más grandes. Este mayor índice de mortalidad se relaciona directamente con las diferencias observadas en la eficiencia en la búsqueda de alimento con el tamaño corporal. Wikelski y sus colegas determinaron que aunque los animales más grandes tienen una mayor ingesta diaria de alimento, los animales más pequeños tienen una mayor ingesta de alimento por unidad de masa corporal, como resultado de una mayor eficiencia en la búsqueda de alimento (ingestión de alimento por mordisco y por gramo de masa corporal). Las iguanas grandes en ambas islas mostraron una marcada disminución de la masa corporal durante los acontecimientos de El Niño. El resultado es una fuerte presión selectiva contra el gran tamaño corporal durante estos períodos de escasez de alimento (Figura 2).

Quizás el resultado más asombroso de la investigación de Wikelski es que las iguanas marinas exhiben una inusual adaptación a las variaciones ambientales que ocurren como consecuencia de El Niño.

El cambio en la longitud del cuerpo se considera que es unidireccional en los vertebrados, pero Wikelski repetidamente observó una disminución de hasta el 20 por ciento en la longitud de las iguanas adultas. Esta disminución coincidía con la poca disponibilidad de alimento como resultado de El Niño.

La disminución no ocurrió de igual manera en todas las clases de tamaños. Wikelski descubrió una relación inversa entre el tamaño inicial del cuerpo de los individuos y el cambio observado en la longitud del cuerpo durante el período de escasez de alimento.

Se observó que la disminución influye en la supervivencia. Los adultos grandes que disminuyeron más sobrevivieron más tiempo porque aumentó su eficiencia de búsqueda de alimento y su gasto de energía decreció (Figura 3). ●

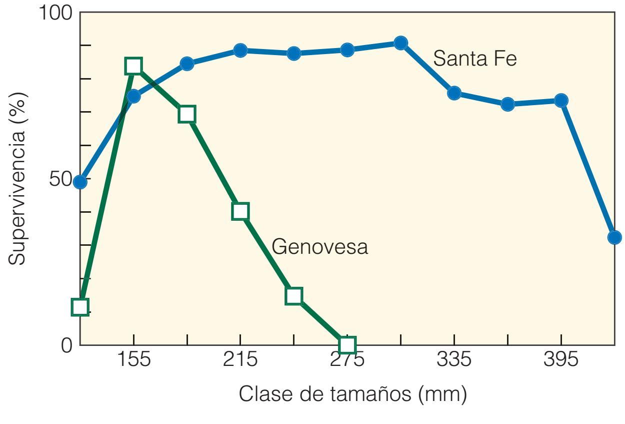


Figura 2 | Supervivencia de animales marcados individualmente en Genovesa (cuadrados) y en Santa Fe (puntos). (Adaptado de Wikelski y Trillmich 1997.)

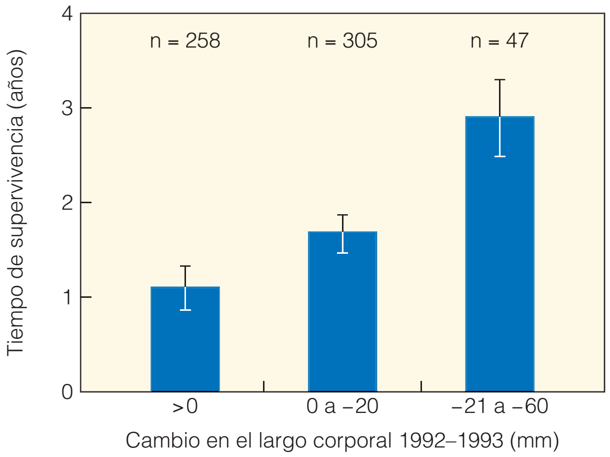


Figura 3 | Relación entre el cambio de longitud corporal y el tiempo de supervivencia en iguanas adultas de la isla de Santa fe durante el ciclo de El Niño (ENOS) de 1997-1998. Los valores de *n* se refieren al tamaño de la muestra (Adaptado de Wikelski 2000). (Nature Publishing Group.)

Bibliografía

Wikelski, M. and C. Thom. 2000. *Marine iguanas shrink to survive El Niño. Nature*, 403:37-38.

Wikelski, M., V. Carrillo, and F. Trillmich. 1997. *Energy limits on body size in a grazing reptile, the Galapagos marine iguana. Ecology* 78:2204-2217.

1. ¿La mortandad de las iguanas durante los sucesos de El Niño representa un caso de selección natural? ¿Cuál de los tres modelos de selección describe mejor la selección natural?
2. Si las iguanas no tienen la habilidad de «disminuir» durante el período de escasez de recursos, ¿cómo piensa que los sucesos de El Niño influyen en la selección natural?

Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para explorar cómo puede utilizar un gráfico de dispersión para visualizar los datos.

Cuantificando la ecología 7.1 | *Intercambio térmico y regulación de la temperatura*

La regulación de las temperaturas internas es un proceso crucial en todos los animales y, sean endotérmicos o ectodérmicos, esta regulación es el resultado de equilibrar la entrada de calor, tanto del medio externo como de los procesos metabólicos (particularmente en animales endotérmicos) con las pérdidas hacia el medio externo. El calor total almacenado por el cuerpo de un organismo ($C_{almacenado}$) puede representarse como la suma de estas entradas y pérdidas:

$$C_{almacenado} = C_{metabolismo} + C_{conducción} + C_{convección} + C_{radiación} + C_{evaporación}$$

El valor de la energía térmica de los procesos metabólicos ($C_{metabolismo}$) siempre será positivo, representando una ganancia de energía térmica proveniente de la respiración. Por el contrario, la transferencia térmica entre el organismo y el ambiente externo a través de procesos de conducción, convección, radiación y evaporación puede ser positiva (ganancia de energía térmica) como negativa (pérdida de energía térmica). Las leyes físicas que regulan la transferencia de energía determinan estas entradas y salidas de energía térmica y esta energía siempre viaja del calor al frío (de regiones de mayor contenido energético a regiones de menor contenido energético).

La transferencia térmica a través del proceso de evaporación (intercambio de calor latente) se discute en el Capítulo 4 (véase el Apartado 4.2) y el proceso de transferencia de calor radiante está incluido en el Capítulo 3 (véase Cuantificando la ecología 3-1: Transferencia energética a través de la radiación). Las otras dos formas de transferencia de energía, conducción y convección, son particularmente importantes para el equilibrio energético y la regulación térmica de animales de ambientes terrestres y acuáticos.

La transferencia de calor por conducción es el movimiento del calor a través de los sólidos o entre dos sólidos que están en contacto directo. La conducción es el proceso por el cual el calor se transfiere entre el interior y la superficie del cuerpo de un organismo (véase el Apartado 7.6 y la Figura 7.8). Como con todas las formas de transferencia térmica, la energía fluirá desde la región de alta temperatura a la región de baja temperatura. La velocidad de transferencia de calor por conducción ($C_{conducción}$) a través de un sólido se describe en la siguiente ecuación:

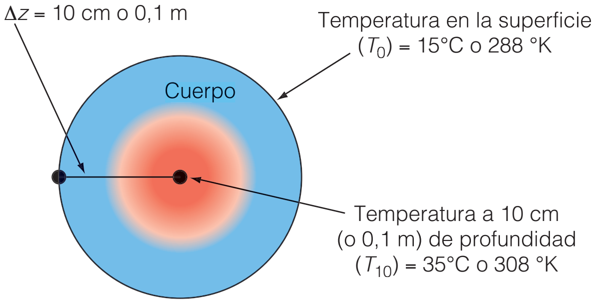
$$\overbrace{C_{conducción}}^{\text{Tasa de transferencia térmica en unidades de vatio por m}^2\ (\text{W/m}^2)} = -\underbrace{k}_{\text{Conductividad térmica del objeto en unidades de vatio por unidad de longitud (m), por grado de temperatura (°K) (W/m/°K)}} \times \overbrace{\Delta T}^{\text{Diferencia de temperatura entre los dos puntos de transferencia (°K)}}/\underbrace{\Delta z}_{\text{Distancia o longitud (m) por la cual viaja la energía térmica}}$$

El símbolo Δ se refiere a «una diferencia». Por lo tanto, ΔT es la diferencia de temperatura entre las dos regiones (como el interior y la superficie del cuerpo) y Δz es la diferencia en la posición (z), la longitud o distancia entre los dos puntos de transferencia. La **conductividad térmica** de un objeto (k) describe su capacidad para transferir calor. Una variedad de factores incluyendo su densidad y calor específico influirá sobre la conductividad térmica de un objeto. Distintos aislantes, como la grasa, piel o plumas, tienen la función de disminuir la conductividad térmica de un organismo hacia el entorno.

Como ejemplo de conducción, consideremos la transferencia de energía calorífica a través de un organismo. En el caso de un animal endotérmico, la temperatura interna del cuerpo se mantiene por procesos metabólicos y el calor se transferirá desde el interior a la superficie del cuerpo, donde las temperaturas son más bajas. Si suponemos que la conductividad térmica (k) de un cuerpo es 1,25 (W/m/°K) y la distancia (Δz) desde el interior a la superficie es de 10 cm, calculamos la transferencia térmica entre el interior y la superficie en la Figura 1.

Si el valor de $C_{conducción}$ es positivo, la dirección del flujo será hacia afuera. Si el valor es negativo, el flujo de calor será hacia adentro, desde la superficie al interior del cuerpo. Esto podría ocurrir con los reptiles que descansan en una superficie cálida como una roca calentada por el sol. Podemos emplear este enfoque para calcular la transferencia de calor entre dos objetos en contacto, como el reptil y la roca.

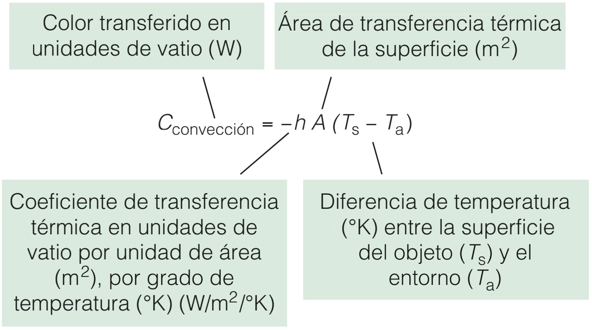
La transferencia de energía térmica entre un sólido y un fluido en movimiento (aire o agua) se llama convec-


Δz = 10 cm o 0,1 m
Temperatura en la superficie (T_0) = 15°C o 288 °K
Cuerpo
Temperatura a 10 cm (o 0,1 m) de profundidad (T_{10}) = 35°C o 308 °K

$$C_{\text{conducción}} = -k \times (T_{10} - T_0)/\text{longitud}$$
$$C_{\text{conducción}} = -1{,}25 \times (308 - 288)/0{,}1$$
$$C_{\text{conducción}} = 250\ \text{W/m}^2$$

Figura 1

ción. Como con la conducción, la tasa de transferencia térmica por convección ($C_{\text{convección}}$) es una función del gradiente de temperatura entre el objeto y el entorno, en este caso el fluido:


Color transferido en unidades de vatio (W)
Área de transferencia térmica de la superficie (m^2)
Coeficiente de transferencia térmica en unidades de vatio por unidad de área (m^2), por grado de temperatura (°K) (W/m^2/°K)
Diferencia de temperatura (°K) entre la superficie del objeto (T_s) y el entorno (T_a)

$$C_{\text{convección}} = -h\,A\,(T_s - T_a)$$

El coeficiente de transferencia térmica representa la facilidad con la cual el calor puede moverse a través del fluido. El valor dependerá del tipo de fluido (gas o líquido) y de sus propiedades de flujo (velocidad y viscosidad) y térmicas (calor específico). Por ejemplo, para un gas o líquido determinado, el coeficiente de transferencia térmica aumenta con la velocidad de flujo (como la velocidad del viento).

El área superficial de un objeto con respecto a su volumen tiene un rol importante en la transferencia de calor por convección. Dado que la energía térmica que es emitida por un objeto se transfiere al fluido circundante a través de su área superficial, cuanto mayor sea el área de la superficie por volumen (o masa), mayor será la velocidad de transferencia de calor. Como se mencionó en el Apartado 7.10, el resultado es que los cuerpos más pequeños con una mayor relación entre área superficial y volumen intercambiarán calor con más facilidad que los cuerpos más grandes que tienen una menor área superficial con respecto al volumen. Sin embargo, la forma y el tamaño influirán en el intercambio térmico entre un cuerpo y su entorno. Por ejemplo, las secciones transversales de los dos objetos (Figura 2) que se presentan arriba tienen el mismo tamaño cuando se miden como volumen, pero el objeto (2b) tiene un área superficial mucho mayor y por lo tanto tendrá una mayor capacidad para intercambiar energía térmica con el fluido del entorno. Como se discute en los Capítulos 6 y 7, esta relación entre forma y transferencia térmica es importante en el balance energético y térmico de los organismos, especialmente en los poiquilotermos y representa una importante limitación adaptativa en la evolución de plantas y animales.●

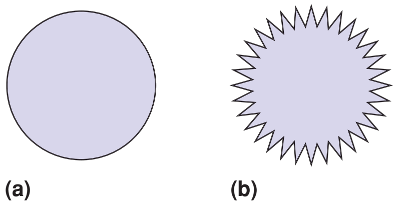


Figura 2

1. La Figura 6.11 ilustra las diferencias observadas en el tamaño y forma de las hojas de la misma planta que están expuestas a la luz del Sol y a la sombra ¿En qué forma podrían influir las diferencias en la morfología de la hoja observadas en la Figura 6.11 sobre la capacidad de estas dos hojas de disipar calor mediante convección?
2. Dada la importancia de la conducción y la convección en la regulación de la temperatura corporal de los poiquilotermos, ¿Cómo cree que los patrones generales de la forma corporal podrían diferir entre homeotermos y poiquilotermos con la misma masa (tamaño) corporal?

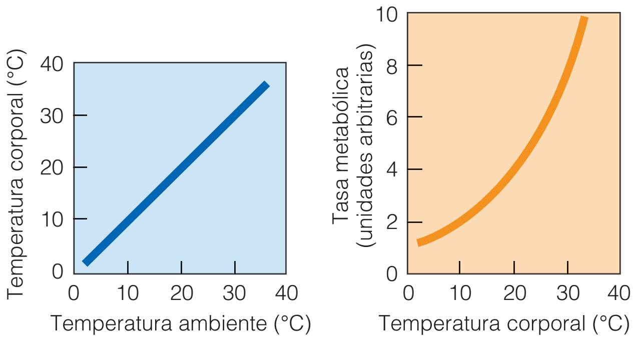


Figura 7.8 | Relación entre temperatura corporal, tasa metabólica en reposo, y temperatura ambiente en los poiquilotermos. **(a)** La temperatura corporal es una función de la temperatura ambiente. **(b)** El metabolismo en reposo es una función de la temperatura corporal. (Adaptado de Hill y Wyse 1989.)

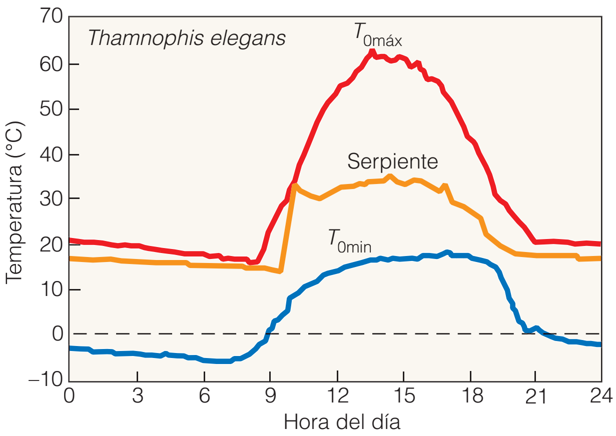


Figura 7.9 | Variación diaria de la temperatura en la culebra listada elegante (*Thamnophis elegans*) terrestre de occidente, dentro de su rango operativo de temperatura. Nótese que la serpiente mantiene una temperatura bastante constante durante el día. (Adaptado de Peterson, et. al 1993.)

tamiento, como buscar la luz del Sol o la sombra. Las lagartijas y las serpientes, por ejemplo, pueden variar la temperatura de su cuerpo en no más de 4 °C a 5 °C (Figura 7.9) y los anfibios en 10 °C cuando están activos. El rango de las temperaturas corporales en las que los poiquilotermos llevan a cabo sus actividades diarias es el **rango operativo de temperatura**.

Los poiquilotermos tienen una tasa metabólica baja y una gran habilidad para intercambiar calor entre el cuerpo y el ambiente (alta conductividad). Durante las actividades normales, los poiquilotermos realizan respiración aeróbica. Bajo presión y al perseguir a una presa, la incapacidad de suministrar suficiente oxígeno al cuerpo requiere que mucha de su producción de energía provenga de la respiración anaeróbica, en la que no se usa oxígeno. Este proceso merma la energía y acumula ácido láctico en los músculos. (La respiración anaeróbica se produce en los músculos de los maratonistas y de otros atletas, causando calambres en las piernas). El metabolismo de la respiración anaeróbica limita a los poiquilotermos a breves arranques de actividad y produce un rápido agotamiento físico.

Los poiquilotermos acuáticos, sumergidos por completo, no mantienen ninguna diferencia apreciable entre su temperatura corporal y el agua que los rodea. Los poiquilotermos acuáticos están poco aislados. Cualquier calor producido en los músculos se traslada a la sangre, a las agallas y a la piel, donde el calor se transfiere al agua circundante mediante convección. Las excepciones son los tiburones y los atunes que poseen un sistema de circulación de la sangre llamado **rete,** que les permite mantener temperaturas internas más altas que las externas (véase el Apartado 7.13). Debido a que las temperaturas del agua para una estación dada son relativamente estables, los invertebrados acuáticos y los peces mantienen una temperatura constante dentro de una determinada temporada. Se adaptan cada estación a los cambios de temperatura por **aclimatación**, o regulación fisiológica frente al cambio en las condiciones ambientales (Figura 7.10). Sufren estos cambios fisiológicos durante un período de tiempo. Los poiquilotermos tienen un límite de tolerancia superior e inferior a la temperatura que varía con las especies. Si viven en el extremo más alto de su rango térmico tolerable, los poiquilotermos se adaptarán fisiológicamente a expensas de no poder llegar a tolerar su rango más bajo. De manera similar, durante los períodos de frío, los animales trasladan las funciones fisiológicas a un rango menor de temperatura que antes hubiese sido debilitante. Dado que la temperatura del agua cambia lentamente durante el año, los poiquilotermos acuáticos pueden hacer los ajustes lentamente. Los peces son sumamente sensibles al cambio rápido de las temperaturas ambientales. Si se los somete a un repentino cambio de temperatura (más rápido de lo que pueden suceder los ajustes fisiológicos y bioquímicos), pueden llegar a morir de un shock térmico. Para mantener una temperatura corporal tolerable y bastante constante durante períodos activos, los poiquilotermos terrestres y anfibios dependen de sus modos de comportamiento. Buscan microclimas apropiados (Figura 7.11).

Insectos como las mariposas, polillas, abejas, libélulas, se exponen al sol para elevar su temperatura hasta el nivel necesario para llegar a tener una gran actividad. Cuando llegan a estar muy calientes, estos animales buscan la sombra. Las ranas semiterrestres, como la rana toro y la rana verde, ejercen un control considerable sobre su temperatura corporal. Al ponerse al sol, las ranas pueden aumentar su temperatura corporal tanto como 10 °C por encima de la temperatura ambiente. Debido a la pérdida asociada de agua por evaporación, dichos anfibios deben estar cerca del agua o parcialmente sumergidos en ella. Al cambiar de posición o de ubicación o al buscar un sustrato más cálido

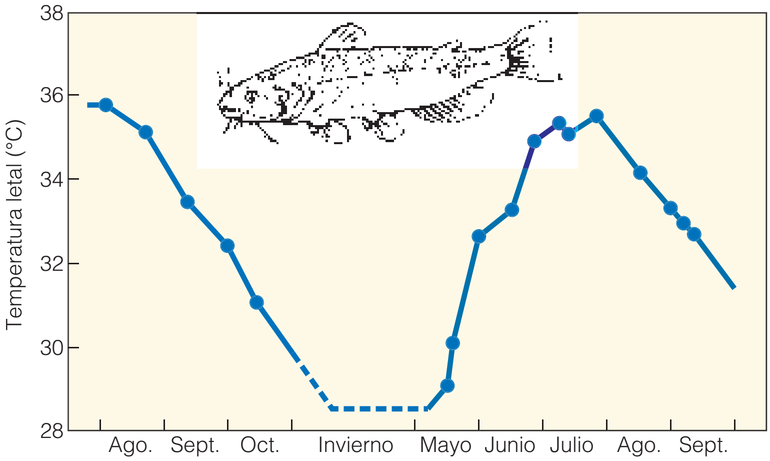


Figura 7.10 | Representación diagramática de aclimatación en los bagres. Tolerancia a los cambios más cálidos o más fríos del agua cuando las temperaturas aumentan o disminuyen gradualmente. La exposición a temperaturas más altas sería letal cuando el organismo está aclimatado a una temperatura más fría. La respuesta mostrada durante un período como en línea de guiones es una estimación (sin observación directa). (Adaptado de Frye 1947.)

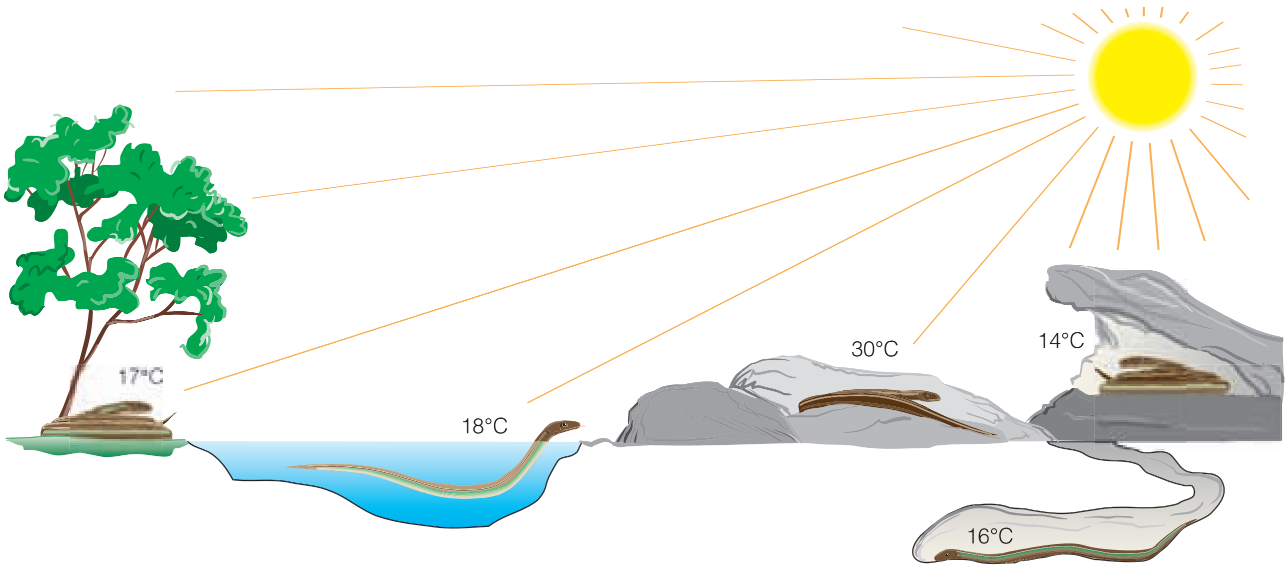


Figura 7.11 | Microclimas que usa comúnmente una serpiente para regular la temperatura corporal durante el verano. (Adaptado de Pearson, et. al 1993.)

o más frío, los anfibios pueden mantener las temperaturas corporales dentro de límites estrechos.

La mayoría de los reptiles son terrestres y se exponen a temperaturas de la superficie altamente fluctuantes. La forma más simple que tiene un reptil de elevar la temperatura del cuerpo es la de yacer al sol. Las serpientes, por ejemplo, se calientan rápidamente bajo el sol de la mañana (véase la Figura 7.9). Cuando alcanzan la temperatura preferida, los animales inician sus actividades diarias, retirándose a la sombra para enfriarse cuando es necesario. De esta manera mantienen una temperatura corporal estable durante el día. Por la tarde, el reptil experimenta un lento enfriamiento. Su temperatura corporal en la noche depende del lugar donde se encuentre.

Las lagartijas elevan y bajan sus cuerpos y cambian la forma del mismo para aumentar y disminuir la conducción de calor entre ellos y las rocas o el suelo sobre el que descansan. También buscan la luz del Sol o la sombra o cavan madrigueras en el terreno para regular sus temperaturas. Los escarabajos del desierto, las langostas y los escorpiones exhiben un comportamiento similar. Alzan sus patas para reducir el contacto entre sus cuerpos y el suelo, minimizando la conducción y aumentando la convección al exponer las superficies del cuerpo al viento. De esta forma, las temperaturas del cuerpo de los poiquilotermos no necesariamente siguen la temperatura ambiente general.

7.9 | Los homeotermos escapan de las restricciones térmicas del entorno

Las aves y los mamíferos homeotermos afrontan las restricciones térmicas del ambiente siendo endotermos. Mantienen la temperatura del cuerpo mediante la oxidación de la glucosa y otras moléculas ricas en energía en el proceso de la respiración. El proceso de oxidación no es cien por cien eficaz y además de la producción de energía química en forma de ATP (véase el Apartado 6.1), algo de energía se convierte en energía térmica. Dado que se utiliza oxígeno en el proceso de respiración, la tasa metabólica basal de un organismo se mide normalmente mediante el índice de consumo de oxígeno. Recordemos del Apartado 6.1 que todas las células vivientes respiran, por lo tanto, el índice de respiración para los animales homeotermos es proporcional a su masa corporal (gramos de masa corporal^{0,75}).

Para los homeotermos, la **zona termoneutral** es un rango de temperaturas ambientales dentro del cual las tasas metabólicas son mínimas (Figura 7.12). Fuera de esta zona, marcada por las **temperaturas críticas** superior e inferior, aumenta la tasa metabólica.

El mantenimiento de una alta temperatura corporal se asocia con sistemas enzimáticos específicos que funcionan de manera óptima dentro de un rango de temperatura alta, alrededor de los 40 °C. Dado que los sistemas cardiovascular y respiratorio son eficientes aportando oxígeno a sus tejidos, los homeotermos pueden mantener un alto nivel de producción de energía por medio de la respiración aeróbica (altos índices metabólicos). De esta manera, pueden sostener un alto nivel de actividad física durante largos períodos. Independientemente de las temperaturas externas, los homeotermos pueden aprovechar un rango más amplio de ambientes térmicos. Pueden generar energía con mayor rapidez cuando la situación lo demanda, escapando de los depredadores o persiguiendo a la presa.

Para regular el intercambio de calor entre el cuerpo y el ambiente, los homeotermos usan distintos aislantes: una capa de pelo, plumas o grasa (véase la Figura 7.7). Para los mamíferos, el pelaje es una barrera importante para el flujo del calor, pero su valor de aislamiento varía con el espesor, el que es mayor en los mamíferos grandes que en los más pequeños. Los mamíferos pequeños están limitados en cuanto a la cantidad de pelaje que pueden tener, dado que un grueso abrigo podría reducir su capacidad de moverse. Los mamíferos cambian el espesor de su pelaje con la temporada. Los mamíferos acuáticos, especialmente de las regiones del Ártico y las aves del Ártico y de la Antártida como las alcas (Alcidae) y los pingüinos, poseen una gruesa capa de grasa debajo de la piel. Las aves reducen la pérdida de calor al sacudir las plumas y llevar sus patas hacia ellas, convirtiendo el cuerpo en una especie de pelota con plumas. Algunas aves del Ártico, como el lagópodo (*Lagopus* spp.), tienen patas con plumas, al contrario de la mayoría de las aves, que poseen patas escamadas que sirven para perder calor.

Aunque la función principal del aislante es la de mantener el calor corporal, tampoco lo deja entrar. En un ambiente caluroso, un animal tiene que liberarse del exceso de calor del cuerpo o bien evitar que se absorba el calor. Una manera es la de reflejar radiación solar por medio de piel o de plumas de color claro. Por el contrario, muchas aves de las regiones desérticas tienen plumaje oscuro que absorbe el calor y luego lo irradia nuevamente hacia fuera. Otra forma es la de crear un grueso abrigo de pieles para que no penetre el calor. Los grandes mamíferos del desierto, especialmente el camello, emplean este método. Las capas más exteriores de pelaje absorben calor y lo retornan al ambiente.

Muchos insectos, especialmente las polillas, las abejas y los abejorros, tienen una capa densa, parecida a un abrigo

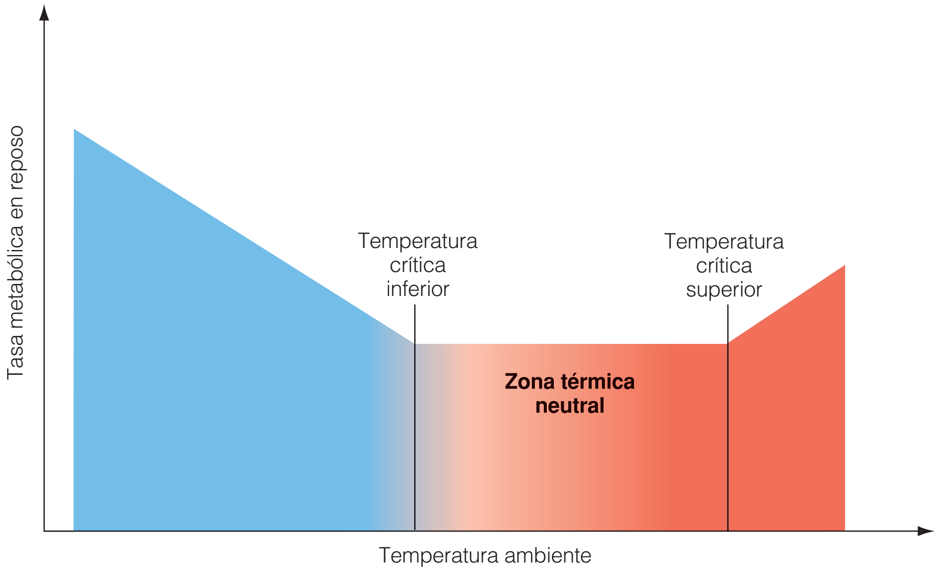


Figura 7.12 | Respuesta metabólica general en reposo de los homeotermos para los cambios de temperatura ambiente. Para temperaturas dentro de la zona térmica neutral, el índice metabólico en reposo cambia poco con un cambio en la temperatura ambiente. Más allá de estos límites, sin embargo, el índice del metabolismo aumenta marcadamente con un aumento o descenso en la temperatura ambiente como resultado de los mecanismos de retroalimentación (véanse el Apartado 7.5 y la Figura 7.6).

de pieles sobre la región torácica, que sirve para retener la alta temperatura de los músculos de las alas durante el vuelo. Los largos y suaves pelos de las orugas, junto con los cambios en la postura corporal, actúan como aislante, reduciendo el intercambio de calor por convección.

Cuando el aislamiento falla, muchos animales recurren a los temblores, que son una manera de actividad muscular involuntaria que aumenta la producción de calor. Muchas especies de mamíferos pequeños aumentan la producción de calor sin temblar al quemar grasa parda altamente vascularizada con un gran consumo de oxígeno. La grasa parda, que se encuentra alrededor de la cabeza, cuello, tórax y principales vasos sanguíneos, es particularmente importante en los hibernadores, como los murciélagos y las marmotas (*Marmota monax*).

Muchas especies emplean el enfriamiento por evaporación para reducir la carga de calor corporal. Las aves y los mamíferos pierden algo de calor por evaporación de humedad de la piel. Por encima de la temperatura crítica superior, aceleran el enfriamiento por evaporación al transpirar y jadear. Solamente determinados mamíferos tienen glándulas sudoríparas, en particular los caballos y los seres humanos. El jadeo en los mamíferos y el revoloteo en las aves aumentan el movimiento del aire sobre las superficies húmedas de la boca y la faringe. Muchos mamíferos, como los cerdos, se revuelcan en el agua y barro húmedo para enfriarse.

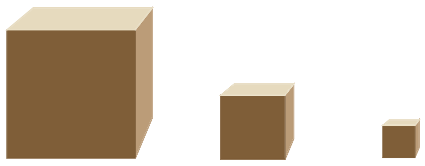
7.10 | La endotermia y la ectotermia implican ventajas y desventajas

Los dos enfoques alternativos para la regulación de la temperatura corporal en los animales, la endotermia y la ectotermia, son un primer ejemplo de los compromisos que implican las adaptaciones de los organismos a su ambiente. Cada estrategia tiene sus ventajas y desventajas que permiten que los organismos superen las diferentes condiciones ambientales. Por ejemplo, la endotermia permite que los animales permanezcan activos sin importar las temperaturas ambientales, mientras que las temperaturas ambientales dictan en su mayor parte la actividad de los poiquilotermos. No obstante, la libertad de actividad que disfrutan los homeotermos les supone un gran costo de energía. Para generar calor a través de la respiración, los homeotermos deben ingerir calorías (alimento). De la energía alimenticia que se asimila, una mínima cantidad va al crecimiento (la mayor parte va a la respiración).

El calor metabólico que se produce por la homeotermia se puede perder en el ambiente circundante (véase Cuantificando la ecología 7.1: Intercambio térmico y regulación de la temperatura) y este calor debe reemplazarse por calor adicional generado por la respiración. Como resultado, los costes metabólicos tienen un gran peso para los homeotermos. Por el contrario, los ectotermos pueden asignar más de su captación de energía a la producción de biomasa que a las necesidades metabólicas. Como no tienen necesidad de quemar calorías para aportar calor metabólico, los ectotermos requieren menos calorías (alimento) por gramo de peso corporal. Debido a que no dependen del calor corporal generado internamente, los ectotermos pueden reducir la actividad metabólica en tiempos de escasez de alimento y de agua y temperaturas extremas. Sus bajas demandas de energía posibilitan que algunos poiquilotermos terrestres colonicen áreas limitadas en alimento y agua.

Una de las características más importantes de un animal que influye en su habilidad para regular la temperatura del cuerpo es el tamaño. Un cuerpo intercambia calor con el ambiente exterior (ya sea aire o agua) en proporción al área de la superficie expuesta. Por el contrario, es toda la masa corporal (o volumen) que se calienta (véase la Figura 7.7).

Los organismos de sangre fría (ectotermos) absorben el calor por su superficie pero deben absorber suficiente energía para calentar toda la masa corporal (volumen). Por lo tanto, la relación entre superficie y volumen es un factor clave para controlar la captación de calor y el mantenimiento de la temperatura corporal. Cuando el tamaño de un organismo aumenta, la relación entre la superficie y el volumen disminuye (Figura 7.13). Como el organismo tiene que absorber energía suficiente a través de su superficie para calentar toda la masa corporal, la cantidad de energía y/o el período de tiempo requerido para elevar la temperatura corporal igualmente aumenta. Por esta razón, la ectotermia impone una limitación sobre el tamaño corporal máximo para los animales de sangre fría y restringe la distribución de los poiquilotermos más grandes a las regiones más cálidas, no estacionales, tropicales y subtropicales. Por ejemplo, los grandes reptiles, como los caimanes, cocodrilos, iguanas, dragón de Komodo, anacondas y pitones, están restringidos a ambientes tropicales cálidos.



Tamaño	4 cm	2 cm	1 cm
Peso	64 g	8 g	1 g
Área superficial	96 cm^2	24 cm^2	6 cm^2
Volumen	64 cm^3	8 cm^3	1 cm^3
Área/volumen	1,5	3	6

Figura 7.13 | Los tres cubos (tamaños 4, 2 y 1 cm) muestran la relación entre el área de la superficie y el volumen. Un objeto pequeño tiene más área superficial en proporción a su volumen que un objeto más grande con forma similar.

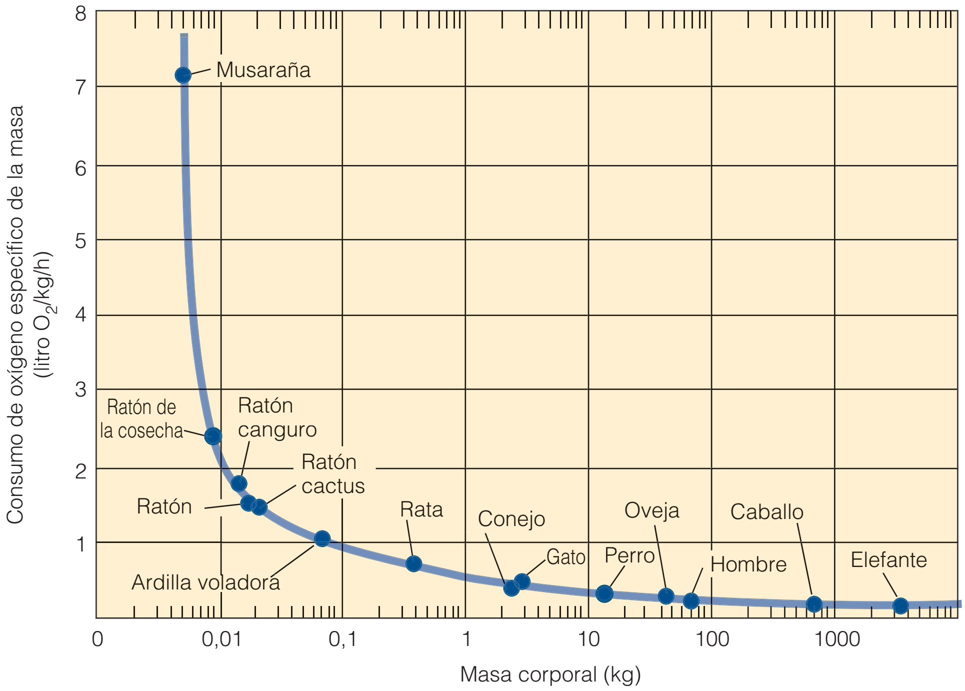


Figura 7.14 | Relación observada entre la tasa metabólica (consumo de oxígeno) por unidad de masa corporal (tasa metabólica específica de la masa) y la masa corporal para un conjunto de especies de mamíferos. La tasa metabólica específica de la masa aumenta con la masa corporal decreciente. Nótese que la masa corporal está trazada en una escala logarítmica. (Adaptada de Schmidt-Nielson 1979.)

La constricción que impone el tamaño a los animales de sangre caliente (homeotermos) es opuesta a la de los animales de sangre fría. Para los homeotermos, la masa corporal (o volumen) es la que produce calor por medio de la respiración, mientras que se pierde el calor en el ambiente circundante a través de la superficie del cuerpo. Cuanto más pequeño es el organismo, mayor es la relación entre su superficie y el volumen, y por lo tanto, mayor la pérdida relativa de calor hacia el ambiente circundante. Para mantener una temperatura corporal constante, la pérdida de calor debe compensarse con un aumento de la actividad metabólica (respiración). De esta manera, los homeotermos pequeños poseen una mayor tasa metabólica específica para la masa; Figura 7.14) y consumen más energía alimenticia por unidad de peso corporal que los más grandes. Las pequeñas musarañas (*Sorex* spp.), por ejemplo, con un peso que varía entre 2 y 29 g, requieren diariamente una cantidad de alimento (peso húmedo) equivalente a su propio peso corporal. Es como si una persona de 75 kg necesitase 75 kg de alimento diario para permanecer viva. En consecuencia, los animales pequeños están forzados a pasar la mayor parte de su tiempo buscando y comiendo alimento. La tasa metabólica específica de la masa (tasa de respiración por gramo de peso corporal) de los endotermos pequeños aumenta tan rápidamente que por debajo de un cierto tamaño, no podrían satisfacer sus necesidades de energía. En promedio, 2 g es lo más pequeño que puede llegar a ser un endotermo y todavía mantener un balance térmico metabólico, si bien este límite mínimo depende del ambiente térmico. Algunas pequeñas musarañas y colibríes experimentan un torpor diario (véase el Apartado 7.12) para reducir sus necesidades metabólicas. Debido al conflicto existente entre las demandas metabólicas para mantener la temperatura corporal y para el crecimiento, la mayoría de las aves y mamíferos nacen en estado altricial (véase el Apartado 8.8), que significa que son ciegos, desnudos e indefensos, y comienzan la vida como ectotermos. Dependen del calor corporal de sus padres para mantener su temperatura corporal, lo cual permite a los animales jóvenes destinar la mayor parte de su energía al crecimiento.

7.11 | Los heterotermos adoptan características de los ectotermos y los endotermos

Las especies que en ocasiones regulan su temperatura corporal y a veces no, se llaman *heterotermos temporales*. En diferentes etapas de su ciclo diario y estacional o en determinadas situaciones, estos animales pueden utilizar características de los endotermos o ectotermos. Pueden soportar cambios rápidos, drásticos y repetidos de la temperatura corporal.

Los insectos son ectotermos y poiquilotermos, si bien en la etapa adulta, la mayoría de las especies de insectos voladores son heterotermos. Al volar, tienen elevados índices de metabolismo, con una producción de calor tan grande ó mayor que los homeotermos. Alcanzan este elevado estado metabólico de un modo más simple que los homeotermos ya que no están limitados por la captación y transporte de oxígeno por los pulmones y el sistema vascular.

Los insectos toman el oxígeno que necesitan por medio de aberturas en la pared del cuerpo y lo transportan por todo el cuerpo en un sistema traqueal (véase el Apartado 7.4).

La temperatura es crucial para el vuelo de los insectos. La mayoría no puede volar si la temperatura de los músculos corporales es inferior a 30 °C, ni pueden volar si la temperatura muscular sobrepasa los 44 °C. Esta limitación significa que un insecto tiene que calentarse antes de despegar y tiene que liberarse del exceso de calor en el vuelo. Con las alas batiendo hasta 200 veces por segundo, los insectos voladores pueden producir una prodigiosa cantidad de calor.

Algunos insectos, como las mariposas y las libélulas, se calientan orientando sus cuerpos y desplegando sus alas hacia el Sol. La mayoría se calienta estremeciendo sus músculos de volar en el tórax. Las polillas y las mariposas baten sus alas para elevar la temperatura torácica por encima de la del ambiente. Los abejorros bombean su abdomen sin que se aprecie ningún movimiento externo de las alas. No mantienen ningún punto fijo fisiológico de temperatura y se enfrían a la temperatura ambiente cuando no vuelan.

7.12 | El torpor ayuda a algunos animales a conservar la energía

Para reducir los costes metabólicos durante los períodos de inactividad, algunos animales homeotérmos se vuelven heterotérmicos y entran diariamente en un estado de torpor. El **torpor** diario es el descenso de la temperatura corporal hasta aproximadamente la temperatura ambiente durante una parte del día, independientemente de la estación.

Muchas aves, como los colibríes (Trochilidae) y los chotacabras (*Phalaenoptilus nuttallii)* y pequeños mamíferos como el murciélago, el ratón marsupial, el ratón canguro y el ratón de pies blancos, experimentan un estado de torpor diario. Este parece haber evolucionado como un medio para reducir la demanda de energía durante la parte del día en la cual los animales están inactivos. Los mamíferos nocturnos, como los murciélagos, entran en torpor durante el día y los animales diurnos, como los colibríes, entran en torpor por la noche. Cuando el animal entra en torpor, su temperatura corporal baja bruscamente. Con la relajación de las respuestas homeotérmicas, la temperatura corporal disminuye a unos pocos grados de la temperatura ambiente. Al despertarse, la temperatura corporal se normaliza rápidamente mientras el animal reanuda su producción de calor metabólico.

Para escapar a los rigores de largos y fríos inviernos, muchos animales terrestres poiquilotermos y unos pocos mamíferos heterotérmos entran en un torpor estacional prologado llamado **hibernación.** La hibernación se caracteriza por el cese de toda actividad. Los poiquilotermos que hibernan experimentan cambios fisiológicos tales como disminución del azúcar en sangre, aumento del glucógeno hepático, alteración de la concentración de hemoglobina en sangre, alteración del contenido de dióxido de carbono y oxígeno en la sangre, alteración del tono muscular y piel más oscura.

Los homeotermos en hibernación se transforman en heterotermos y adoptan una hipotermia (reducción de la temperatura corporal) controlada. Relajan la regulación homeotérmica y permiten que la temperatura corporal se acerque a la temperatura ambiente. La frecuencia cardíaca, la respiración y el metabolismo total disminuyen y la temperatura corporal disminuye por debajo de 10 ºC. Asociados a la hibernación se producen altos niveles de CO_2 en el cuerpo y de ácido en la sangre. Este estado, llamado acidosis, disminuye el umbral de los temblores musculares y reduce la tasa metabólica. Sin embargo, los homeotermos que hibernan, pueden volver a calentarse espontáneamente solamente mediante el empleo del calor generado metabólicamente.

Entre los homeotermos, el inicio de la hibernación es un proceso controlado difícil de generalizar de una especie a otra. Algunas especies, como las marmotas (*Marmota monax*), se alimentan mucho a finales de verano para almacenar grandes reservas de grasa, de las cuales extraerán energía durante la hibernación. Otras, como la ardilla listada (*Tamias striatus*) en cambio, se acuestan sobre una reserva de alimento. No obstante todos los organismos hibernantes utilizan un mecanismo de regulación metabólica diferente del que tienen durante el estado activo. La mayoría de los hibernantes se despiertan periódicamente y luego vuelven a caer en torpor. La ardilla listada, con su gran almacén de semillas, pasa mucho menos tiempo en torpor que las especies que almacenan grandes cantidades de grasa bajo su piel.

Aunque popularmente se dice que hibernan, los osos negros, los osos pardos y las hembras de osas polares no lo hacen. En cambio, entran en un largo sueño invernal del cual se despiertan fácilmente. No entran en hipotermia extrema pero consiguen un descenso de la temperatura corporal sólo unos grados por debajo de lo normal. Los osos no comen, beben, orinan ni defecan, las hembras dan a luz y amamantan a sus crías durante el sueño y aún así mantienen un metabolismo cercano a lo normal. Para hacerlo, las osas reciclan la urea, normalmente excretada en la orina, a través del torrente sanguíneo. La urea se degrada en aminoácidos que se reincorporan en proteínas plasmáticas.

La hibernación ofrece ventajas selectivas para los pequeños homeotermos. Para ellos, mantener una temperatura corporal alta durante los períodos de frío y limitada provisión de alimento es demasiado costoso. Es mucho más económico reducir el metabolismo y permitir que baje la temperatura corporal. Hacer esto elimina la necesidad de buscar recursos alimenticios que son escasos para mantenerse calientes.

7.13 | Algunos animales usan medios fisiológicos únicos para el equilibrio térmico

Almacenar el calor corporal no parece una opción adecuada para mantener el equilibrio térmico del cuerpo debido a la limitada tolerancia al calor del animal. Sin embargo, ciertos mamíferos, especialmente el camello, el órix y algunas gacelas lo hacen. Por ejemplo, el camello almacena el calor corporal durante el día y lo disipa por la noche, especialmente cuando el agua es limitada. Su temperatura puede fluctuar entre los 34 °C por la mañana y los 41 °C al final de la tarde. Al almacenar el calor corporal, estos animales de los hábitats secos reducen la necesidad del enfriamiento por evaporación y por consiguiente reducen la pérdida de agua y los requerimientos de alimento.

Muchos animales ectodérmicos de regiones templadas y árticas resisten prolongados períodos de temperaturas bajo cero en invierno mediante el sobreenfriamiento y desarrollando resistencia a la congelación. El **sobreenfriamiento** de los fluidos corporales ocurre cuando la temperatura corporal baja por debajo del punto de congelación sin congelarse efectivamente. La presencia de ciertos solutos en el cuerpo que funcionan reduciendo el punto de congelación del agua (véase el Capítulo 4) influye sobre el nivel de sobreenfriamiento que se puede alcanzar. Algunos peces marinos del Ártico, ciertos insectos de climas templados y fríos y reptiles expuestos a noches ocasionalmente frías emplean el sobreenfriamiento aumentando los solutos, especialmente el glicerol, en los fluidos corporales. El glicerol protege del daño de la congelación, al aumentar el grado de sobreenfriamiento. Las ranas de la madera (*Rana sylvatica*), la reineta crucífera (*Hyla crucifer*) y la rana arborícola gris (*Hyla versicolor*) pueden sobrevivir el invierno con éxito debajo de la hojarasca porque acumulan glicerol en sus fluidos corporales.

Algunos invertebrados intermareales de elevadas latitudes y ciertos insectos acuáticos sobreviven al frío congelándose y luego descongelándose cuando la temperatura se hace más moderada. En algunas especies, más del 90 por ciento de los fluidos corporales pueden congelarse y los fluidos restantes contendrán solutos altamente concentrados. El hielo se forma fuera de las células contraídas y los músculos y órganos se deforman. Después del descongelamiento, nuevamente recuperan su forma normal.

Para conservar el calor en un ambiente frío y para refrescar las partes vitales del cuerpo bajo la tensión del calor, un número de animales ha desarrollado el **intercambio térmico de contracorriente** (Figura 7.15). Por ejemplo, la marsopa (*Phocaena* spp.), que nada en las aguas frías del Ártico, está bien aislada con una capa de grasa. Sin embargo, podría experimentar una excesiva pérdida de calor corporal, a través de sus aletas que no están aisladas. La marsopa mantiene la temperatura del interior de su cuerpo intercambiando calor entre la sangre arterial (proveniente de los pulmones) y la sangre venosa (que regresa a los pulmones) en estas estructuras (Figura 7.16). Las venas rodean completamente a las arterias, que transportan sangre tibia desde el corazón a las extremidades. La sangre arterial tibia pierde su calor en la sangre venosa que se enfría en su retorno al interior del cuerpo. Como resultado, poco calor corporal pasa al ambiente. La sangre que ingresa a las aletas se enfría mientras que la sangre que retorna a la pro-

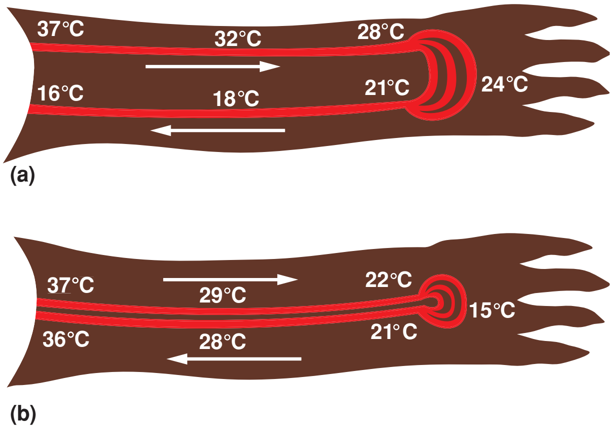


Figura 7.15 | Modelo de circulación por contracorriente en la extremidad de un mamífero, mostrando los cambios hipotéticos en la temperatura de la sangre **(a)** en ausencia y **(b)** en presencia de intercambio de calor por de contracorriente.

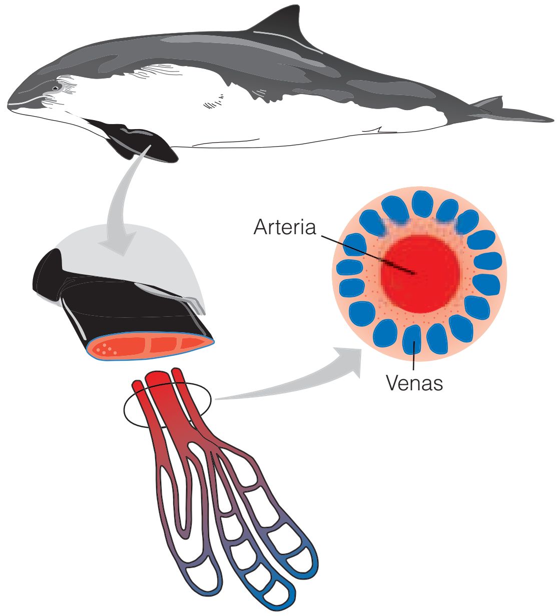


Figura 7.16 | La marsopa y sus parientes, las ballenas, utilizan aletas para regular la temperatura. Varias venas en los apéndices rodean a las arterias. La sangre venosa que vuelve al interior del cuerpo se calienta por transferencia térmica, conservando el calor corporal. (Adaptado de Schmidt-Nielson 1977.)

fundidad del cuerpo se calienta. En aguas cálidas, en las cuales los animales necesitan liberarse del excesivo calor corporal, la sangre evita los intercambiadores de calor. La sangre venosa vuelve sin calentarse a través de las venas cercanas a la superficie de la piel para enfriar el interior del cuerpo. Tales disposiciones vasculares son comunes en las patas de los mamíferos y aves y en las colas de los roedores, especialmente el castor (*Castor canadensis*).

Muchos animales tienen las arterias y venas divididas en vasos pequeños, paralelos y entremezclados que forman una red o haz vascular conocido como rete. En una rete, el mecanismo es el mismo que en los vasos sanguíneos de las aletas de la marsopa. La sangre fluye en direcciones opuestas y se produce el intercambio de calor.

El intercambio térmico de contracorriente también puede mantener el calor fuera. El órix (*Oryx besia*), un antílope del desierto africano expuesto a altas temperaturas durante el día, puede experimentar elevadas temperaturas corporales y aún así mantiene frío el cerebro que es altamente sensible al calor por medio de una rete localizada en la cabeza. La arteria carótida externa pasa a través de un seno cavernoso lleno de sangre venosa que se enfría por evaporación de las membranas mucosas de los pasajes nasales (figura 7.17). La sangre arterial que atraviesa el seno cavernoso se enfría en su trayecto hacia el cerebro, reduciendo la temperatura del cerebro de 2 °C a 3 °C menos que la del interior del cuerpo.

Los intercambiadores térmicos de contracorriente no se limitan a los homeotermos. Ciertos poiquilotermos que asumen cierto grado de endotermismo emplean el mismo mecanismo. El atún (*Thunnus* spp.), veloz y muy depredador y el marrajo (*Isurus tigris*) poseen una rete en una banda de tejido muscular oscuro usado para mantenerse nadando en forma sostenida. El calor metabólico producido en el músculo calienta la sangre venosa, que deja el calor en la sangre recién oxigenada contigua que vuelve de las branquias. Este intercambio térmico de contracorriente aumenta la potencia de los músculos porque cuando éstos se calientan se contraen y relajan con más rapidez. Los marrajos y atunes mantienen una temperatura corporal bastante constante, sin importar la temperatura del agua.

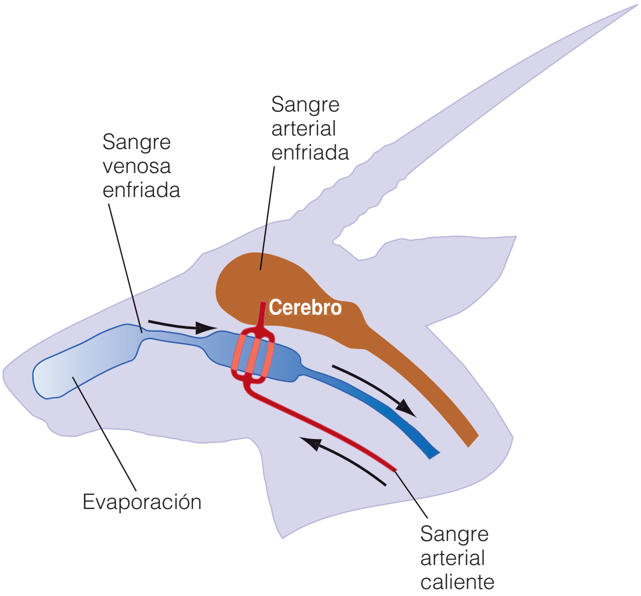


Figura 7.17 | Una gacela del desierto puede mantener fría la cabeza, a pesar de la elevada temperatura corporal interior, por medio de una rete. La sangre arterial pasa a pequeñas arterias por un reservorio de sangre venosa enfriada por evaporación mientras drena desde la región nasal.

7.14 | El mantenimiento del equilibrio hídrico para los animales terrestres se restringe a la ingesta y conservación

Las células vivas, tanto de plantas como de animales, contienen aproximadamente del 75 al 95 por ciento de agua. El agua no solamente es esencial para casi todas las reacciones bioquímicas del cuerpo, sino que también funciona como medio de excreción de residuos metabólicos y para la disipación del calor excesivo a través del enfriamiento por evaporación. Esta pérdida de agua debe compensarse por la ingesta del medio externo si el organismo debe permanecer adecuadamente hidratado.

Los animales terrestres tienen tres formas principales de obtener agua y solutos: directamente bebiendo y comiendo o indirectamente produciendo agua metabólica en el proceso de respiración (véase el Apartado 6.1). Estos pierden agua y solutos a través de la orina, heces, evaporación de la piel y con el aire húmedo que exhalan. Algunas aves y reptiles tienen una glándula secretora de sal y todas las aves y reptiles tienen una cloaca, un receptáculo común para los tractos digestivo, urinario y reproductivo. Reabsorben agua de la cloaca nuevamente hacia el mismo cuerpo. Los mamíferos poseen riñones capaces de producir orina con una alta presión osmótica y concentración de iones.

En ambientes áridos, los animales, y las plantas, se enfrentan a severos problemas de equilibrio hídrico. Pueden resolver el problema evitando de dos formas: la sequía o sus efectos. Los animales de las regiones semiáridas y desérticas pueden evitar la sequía dejando el área durante la estación seca y trasladándose a áreas con disponibilidad de agua de forma permanente. Ésta es la estrategia empleada por muchos de los grandes ungulados (Figura 7.18) y muchas aves. Durante los periodos de calor y sequía el sapo de espuelas de Couch (*Scaphiopus couchi*) de los desiertos del sur de los Estados Unidos permanece debajo de la tierra en un estado de letargo y surge cuando vuelven las lluvias. Algunos invertebrados que habitan lagunas que se secan en verano, como las plana-

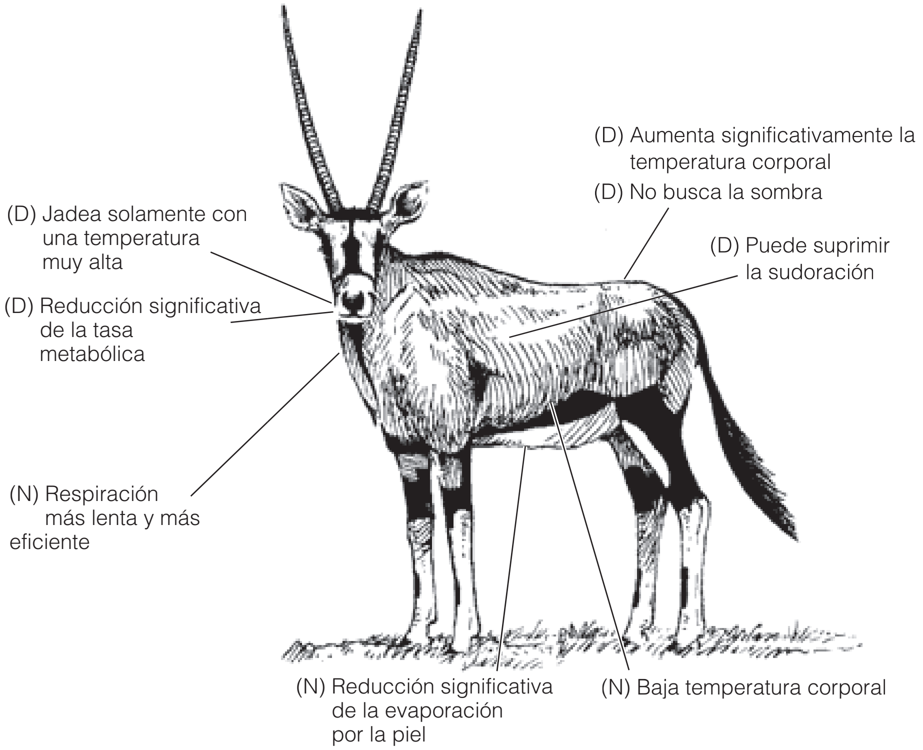

(D) Aumenta significativamente la temperatura corporal
(D) No busca la sombra
(D) Jadea solamente con una temperatura muy alta
(D) Puede suprimir la sudoración
(D) Reducción significativa de la tasa metabólica
(N) Respiración más lenta y más eficiente
(N) Reducción significativa de la evaporación por la piel
(N) Baja temperatura corporal

Figura 7.18 | Adaptaciones fisiológicas a la aridez y el calor del órix, un ungulado africano. D= día, N = noche.

rias *Phagocytes vernalis*, desarrollan cubiertas endurecidas en las cuales permanecen durante el período de sequía. Otros animales acuáticos o semiacuáticos se retiran a la profundidad de la tierra hasta que alcanzan el nivel del agua subterránea. Muchos insectos sufren diapausa, un estado de su ciclo de vida que presenta una suspensión del desarrollo, del cual surgen cuando mejoran las condiciones.

Otros animales permanecen activos durante la estación de sequía pero reducen la pérdida de agua por la respiración. Algunos pequeños roedores del desierto bajan la temperatura del aire que exhalan. El aire húmedo de los pulmones pasa por las membranas nasales enfriadas, dejando agua condensada en las paredes. Cuando el roedor inhala, esta agua humedece y enfría el aire tibio y seco.

Hay otros enfoques al problema. Algunos pequeños mamíferos del desierto reducen la pérdida de agua al permanecer en madrigueras durante el día y salir por la noche. Muchos mamíferos del desierto, desde el canguro a los camellos, extraen agua del alimento que comen, ya sea directamente del contenido de humedad de las plantas o del agua metabólica producida en el proceso de respiración y producen orina muy concentrada y heces secas. Además, algunos mamíferos del desierto pueden tolerar cierto grado de deshidratación. Los conejos del desierto pueden soportar pérdidas de agua de hasta un 50 por ciento y los camellos hasta un 27 por ciento de su peso corporal.

7.15 | Los animales de ambientes acuáticos se enfrentan a problemas únicos en el mantenimiento del equilibrio hídrico

Los animales acuáticos se enfrentan al constante intercambio de agua con el ambiente externo mediante el proceso de ósmosis (véase Cuantificando la ecología 4.1: Difusión y ósmosis). La presión osmótica mueve el agua a través de las membranas celulares desde el lado de mayor concentración al lado de menor concentración de agua. Los organismos acuáticos que viven en agua dulce son **hiperosmóticos**, tienen una mayor concentración de sales en sus cuerpos que en el agua que los rodea. Su problema es prevenir la incorporación o liberarse del exceso de agua. Los peces de agua dulce mantienen el equilibrio osmótico al absorber y retener las sales en células especiales de las branquias y al producir abundante cantidad de orina acuosa. Los anfibios equilibran la pérdida de sales a través de la piel absorbiendo iones directamente desde el agua y transportándolos a través de la piel y las membranas branquiales. En la fase terrestre, almacenan el agua de los riñones en la vejiga. Si las circunstancias lo requieren, pueden reabsorber el agua a través de la pared de la vejiga.

Los peces marinos se enfrentan al problema opuesto a aquellos de agua dulce. Estos organismos son **hipoosmóticos**, tienen una menor concentración de sales en sus cuerpos que el agua que los rodea. Cuando la concentración de sales es mayor fuera del cuerpo que dentro de él, los organismos tienden a deshidratarse. La ósmosis extrae el agua del cuerpo hacia el ambiente que lo rodea. En ambientes marinos y salobres, los organismos tienen que inhibir la pérdida de agua por ósmosis a través de la pared del cuerpo y evitar la acumulación de sales en el cuerpo.

Existen muchas soluciones a este problema. Los invertebrados lo evitan porque poseen fluidos corporales que tienen la misma presión osmótica que la del agua del mar. Los peces marinos con esqueleto osificado (teleósteos) absorben agua salada por el intestino. Secretan magnesio y calcio por los riñones y excretan estos iones como una pasta parcialmente cristalizada. En general, los peces excretan sodio y cloruro, iones mayoritarios del agua marina, cuando bombean iones a través de membranas especiales de las branquias. Este proceso de bombeo es un tipo de transporte activo, mueve las sales contra el gradiente de concentración. Este tipo de transporte tiene un alto gasto de energía. Los tiburones y las rayas retienen una cantidad suficiente de urea para mantener una concentración ligeramente más elevada de solutos en el cuerpo que en el agua marina que los rodea. Las aves de mar abierto y las tortugas marinas pueden consumir agua marina porque poseen unas glándulas especiales de secreción de sal, situadas en la parte superior del cráneo. Las gaviotas, petreles y otras aves marinas excretan de estas glándulas fluidos que exceden el 5 por ciento de sales. Los petreles expulsan con fuerza los fluidos a través de la nariz, otras especies gotean los fluidos fuera de las ventanas nasales internas o externas. En los mamíferos marinos, los riñones son la principal vía de eliminación de la sal. Las marsopas tienen riñones muy desarrollados para eliminar las cargas de sales rápidamente.

7.16 | La flotabilidad ayuda a los organismos acuáticos a mantenerse a flote

Los animales acuáticos han adoptado una variedad de mecanismos para mantenerse a flote en el agua. La mayoría de los animales acuáticos que habitan los océanos tienen densidades muy cercanas a las del agua marina. Debido a que los tejidos vivos generalmente son más densos (más pesados) que el agua, la capacidad de los animales más grandes de mantener la flotabilidad significa que tienen áreas de menor densidad en sus cuerpos que contrarrestan la de más elevada densidad de la mayoría de los tejidos.

La mayoría de los peces tienen una vejiga natatoria o de gas (Figura 7.19a), que normalmente tiene del 5 al 10 por ciento del volumen corporal total. Muchos pueden controlar el grado de flotabilidad regulando la cantidad de gas que está en la vejiga. Los pulmones de los animales que respiran aire sostienen una flotabilidad neutra.

Algunos animales marinos como el calamar mantienen una flotabilidad neutra al reemplazar los iones químicos pesados de los fluidos corporales por otros más livianos. Los calamares tienen cavidades en el cuerpo en las cuales los iones de amoníaco más livianos reemplazan a los iones de sodio más pesados. Como resultado, una cantidad equivalente de fluido corporal es menos densa que el mismo volumen de agua marina. Otro mecanismo es un aumento del almacenamiento de lípidos (grasas y aceites). Los lípidos son menos densos que el agua marina. Grandes cantidades de lípidos están presentes en los peces que carecen de vejiga natatoria (como los tiburones, marrajos, anjova y bonito). Los depósitos de lípidos se localizan en los músculos, órganos internos y en la cavidad corporal (Figura 7.19b). En los mamíferos marinos, los lípidos normalmente se depositan en una capa de grasa por debajo de la piel (vejiga natatoria) (Figura 7.19c). La vejiga natatoria no sólo ayuda a la flotabilidad sino que también funciona como mecanismo de aislamiento y depósito de energía.

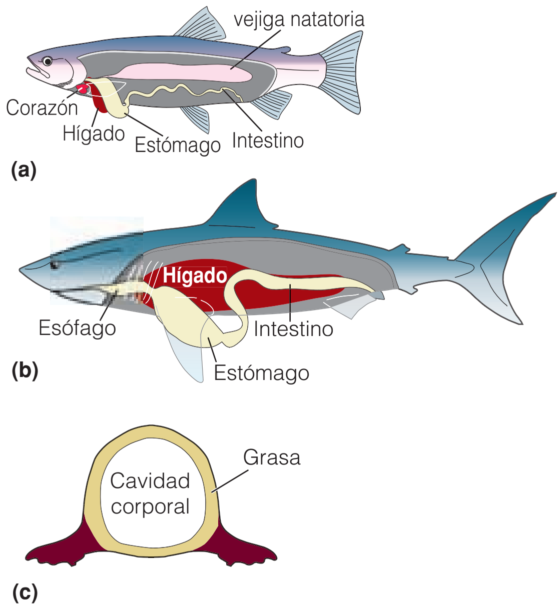


Figura 7.19 | Adaptación a la flotabilidad del pez y la de una foca: **(a)** vejiga natatoria llena de gas de un pez, **(b)** gran hígado lleno de grasa de un tiburón, **(c)** grasa que rodea el cuerpo de una foca.

El mantenimiento de una flotabilidad neutra en ambientes de aguas abiertas libera a los organismos de muchas de las limitaciones estructurales impuestas por la gravedad de los ambientes terrestres. Los organismos como la medusa, el calamar y el pulpo pierden rápidamente sus formas graciosas cuando se los quita del agua. Las ballenas varadas mueren de sofocación cuando ya no pueden soportar su peso corporal mediante la flotabilidad neutra. No es una coincidencia que los más grandes organismos vertebrados e invertebrados de la Tierra habiten los océanos.

7.17 | Los ciclos diarios y estacionales de luz y oscuridad influyen en la actividad del animal

La principal influencia de la luz sobre los animales es su papel en la coordinación de las actividades diarias y estacionales incluyendo la alimentación, almacenamiento de alimento, reproducción y movimientos migratorios. Los animales reaccionan al cambio de luz a través de la respuesta de sus **relojes biológicos internos.** El reloj biológico interno es fundamental para todos los organismos vivos e influye sobre las hormonas que tienen una función en el sueño y la vigilia, tasa metabólica y temperatura corporal.

Las funciones fisiológicas fluctúan en ciclos o ritmos, que oscilan entre minutos y meses. No obstante, las principales funciones fisiológicas de los animales, se rigen por un reloj de 24 horas, conocido como **ritmo circadiano** (del latín *circa*, cerca y *dia*, día) (véase Cuestiones de ecología: Seres humanos y ciclo diurno). El ritmo circadiano y su sensibilidad a la luz y oscuridad son los principales mecanismos que hacen funcionar el reloj biológico (el cronómetro de la actividad física y fisiológica de las cosas vivas). ¿Dónde está ubicado ese reloj en los organismos? Su ubicación debe dejarlo expuesto a su regulador del tiempo, la luz. En los protistas unicelulares y en las plantas, el reloj parece estar localizado en células individuales. La luz actúa directamente sobre los compuestos químicos fotosensibles que activan las vías celulares. Sin embargo, en los animales multicelulares, el reloj está dentro del sistema nervioso.

Hábiles procedimientos quirúrgicos han permitido que los fisiólogos circadianos descubrieran la localización del reloj fisiológico en algunos mamíferos, aves e insectos. En la mayoría de los insectos estudiados, los fotorreceptores (localizados en células de la base del ojo compuesto) están conectados por axones al reloj, que está localizado en el lóbulo óptico del cerebro o en los tejidos entre los lóbulos ópticos. En las aves y reptiles, el reloj está localizado en la glándula pineal y funciona como un tercer ojo que permanece cerca de la superficie del cerebro. En los mamíferos, incluyendo a los seres humanos, el reloj se encuentra en dos grupos de neuronas (núcleos supraquiasmáticos) justo por arriba del quiasma óptico. El quiasma óptico es el lugar donde se cruzan los nervios ópticos de los ojos. El funcionamiento del reloj en los mamíferos involucra una hormona especial, la melatonina, producida por la glándula pineal, que sirve para medir el tiempo. Se produce más melatonina en la oscuridad que en la luz. La cantidad producida es una medida del cambio de la duración del día.

Cómo y por qué funcionan los ritmos circadianos y los relojes biológicos es un tema que interesa a los fisiólogos. Los ecólogos están más interesados en el valor adaptativo de los relojes biológicos. Un valor adaptativo significa que el reloj biológico provee al organismo un mecanismo dependiente del tiempo. Le permite al organismo prepararse con anticipación a los cambios ambientales periódicos. Los ritmos circadianos ayudan a los organismos en los aspectos físicos del ambiente además de la luz o la oscuridad. Por ejemplo, un aumento de la humedad y una disminución de la temperatura acompañan la transición de la luz a la oscuridad. Las cochinillas, ciempiés y milpiés, que pierden agua rápidamente en el aire seco, pasan el día en la oscuridad y se humedecen bajo piedras, troncos y hojas. Al atardecer surgen, cuando la humedad del aire es más favorable. Estos animales muestran una creciente tendencia a escapar de la luz cuando aumenta la duración del tiempo que pasan en la oscuridad. Por otra parte, la intensidad de su respuesta a la baja humedad disminuye con la oscuridad. Por lo tanto, estos invertebrados salen por la noche a lugares demasiado secos para ellos durante el día, y rápidamente se retiran a sus escondites oscuros cuando vuelve la luz.

Los ritmos circadianos de muchos organismos se relacionan con los aspectos bióticos de su ambiente. Los depredadores como los murciélagos insectívoros deben adaptar su actividad de búsqueda de alimento con el ritmo de actividad de sus presas. Las polillas y abejas deben buscar néctar cuando las flores están abiertas. Las flores deben abrirse cuando los insectos que las polinizan están volando. El reloj circadiano permite a los insectos, reptiles y aves orientarse por la posición del sol. Los organismos hacen el uso más económico de la energía cuando se adaptan a la periodicidad de su ambiente.

7.18 | La duración crítica del día desencadena respuestas estacionales

En las latitudes medias y superiores de los dos hemisferios, los períodos diarios de luz y oscuridad se alargan y acortan con las estaciones (véase el Apartado 3.2). Las actividades de los animales se adaptan a los ritmos estacionales cambiantes de la noche y el día. La ardilla voladora (*Glaucomys volans*), por ejemplo, comienza su actividad diaria con el anochecer, sin importar la estación. Cuando los días cortos del invierno cambian a los días más largos de la primavera, la ardilla comienza su actividad un poco más tarde cada día (Figura 7.20).

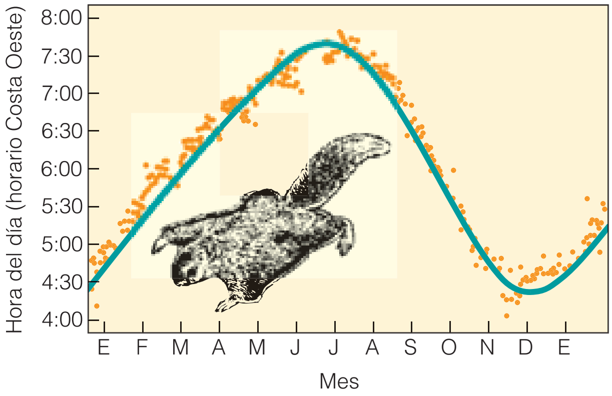
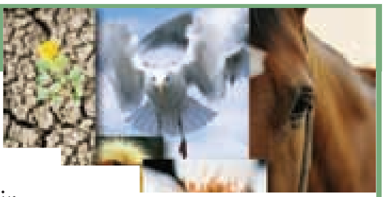


Figura 7.20 | Variación estacional de la hora del día en la cual las ardillas voladoras entran en actividad. (Adaptado de Decoursey 1960.)

Cuestiones de ecología | Seres humanos y ciclo diurno



Los seres humanos son por naturaleza diurnos (en oposición a nocturnos), lo cual significa que nuestras funciones fisiológicas están adaptadas a la actividad durante el día y al descanso durante la noche. Como otros animales, nuestras principales funciones fisiológicas como temperatura corporal interna, producción de hormonas, frecuencia cardiaca, presión sanguínea, actividad gástrica y ciclo sueño/vigilia tienen ritmos circadianos (véase el Apartado 7.17) de aproximadamente 25 horas. Normalmente estos ciclos están sincronizados entre sí por el reloj biológico interno que se reajusta diariamente al ciclo día/noche de 24,5 horas por indicación del tiempo externo, como las variaciones de la luz del sol y los patrones de actividad ambiental que nos rodean.

Un ciclo típico de temperatura corporal interna para un ser humano (véase la Figura 1) normalmente tiene dos picos (alrededor de las 11:30 y 19:00 hs) y dos depresiones (alrededor de las 4:00 y 14:00 hs). Entre las 3:00 y las 5:00 hs la temperatura corporal interna llega a su punto más bajo. Durante este período, el deseo de dormir es más fuerte y un individuo tiende a sentirse más frío aunque la temperatura externa siga siendo la misma. Entre las 13:00 hs y las 16:00 hs, la temperatura corporal interna nuevamente desciende. En muchas culturas, se reconoce esta fatiga de mitad del día y los períodos de descanso son una parte aceptada de las actividades diarias (como la siesta en muchos países latinoamericanos y mediterráneos o el té de la tarde de los británicos). En la mayor parte de la historia humana, nuestros patrones de actividad diurna han estado en sintonía con estos ciclos internos. Sin embargo, en nuestra sociedad moderna muchas fábricas y negocios continúan funcionando alrededor del reloj y requieren que los trabajadores alteren su ciclo de actividad diaria normal. Sin embargo, nuestros ritmos circadianos no se ajustan de inmediato y diferentes ciclos se ajustan a diferentes velocidades. El cambio a un turno nocturno produce el mayor desajuste de nuestros ritmos circadianos mientras intentamos permanecer activos y alertas cuando nuestros ciclos (como la temperatura corporal interna; véase la Figura 1) están en su punto más bajo y dormir cuando están en su punto más alto. ●

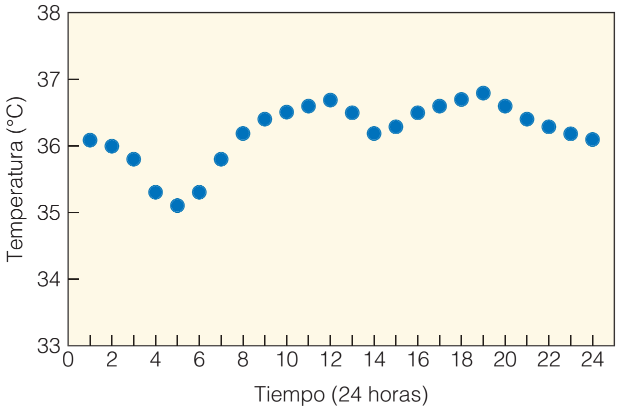


Figura 1 | Variación diaria de la temperatura corporal humana.

1. Recuerde el Capítulo 3 en el cual se decía que la duración del día varía estacionalmente, disminuyendo desde el solsticio de verano (el día más largo) al solsticio de invierno (el día más corto). ¿Cómo cree que los seres humanos se adaptan a las diferencias extremas durante el día que ocurren en el extremo norte, como Alaska o Escandinavia?
2. ¿Cómo se relaciona el *jet lag* con el ritmo circadiano?

La mayoría de los animales de las regiones templadas tienen períodos reproductivos que siguen de cerca el cambio estacional en la duración de la luz diurna. Para la mayoría de las aves, el punto álgido de la época de cría son los días alargados de la primavera; para los ciervos, la estación del apareamiento son los días cada vez más cortos del otoño.

La señal que produce estas respuestas es **la duración crítica del día.** Cuando la duración de la luz (o la oscuridad) alcanza cierta proporción de las 24 horas del día, inhibe o inicia una respuesta fotoperiódica. La duración crítica del día varía entre los organismos, pero generalmente está en un punto entre 10 y 14 horas. Durante el año, las plantas y animales comparan la duración crítica del día con su duración real del día o noche y responden adecuadamente. Algunos organismos pueden clasificarse como **indiferentes a la duración del día,** sus actividades no están controladas por su duración sino por otros factores como las lluvias o la temperatura. Los demás se conocen como organismos de días cortos o de días largos. Los organismos de **días largos** son aquellos cuyas respuestas estacionales, como la floración y reproducción, son estimuladas por días más largos que la duración crítica del día.

Muchos organismos poseen tanto respuestas de días largos como de días cortos. Debido a que dos veces al año se produce la misma duración de oscuridad y luz, en primavera y otoño, los organismos podrían confundir esta señal. La clave para diferenciarlos es la dirección de donde viene la duración crítica del día. En un caso, se alcanza la duración crítica del día cuando los días largos se acortan y en otro caso, cuando los días cortos se alargan.

La **diapausa**, un estado de interrupción del crecimiento durante el invierno en insectos de regiones templadas, está controlada por el fotoperíodo. La medición del tiempo en tales insectos es muy precisa, generalmente entre 12 y 13 horas de luz. Un cuarto de hora de diferencia en el período de luz puede determinar si un insecto entrará en diapausa o no. El acortamiento de los días a fines del verano y el otoño pronostica la llegada del invierno e inducen la diapausa. El alargamiento de los días a fines del invierno y comienzos de la primavera son señales para que el insecto reinicie el desarrollo, pase al estadio de pupa, surja como un adulto y se reproduzca.

La creciente duración del día induce la conducta migratoria de primavera, estimula el desarrollo gonadal y provoca el ciclo reproductivo de las aves. Después de la época de reproducción, las gónadas de las aves hacen una regresión espontánea. Durante este tiempo, la luz no puede inducir actividad gonadal. Los días cortos de comienzos del otoño apresuran la terminación de este período. Los días progresivamente más cortos del invierno entonces se vuelven estimulantes. Los días que se alargan a comienzos de la primavera llevan nuevamente a las aves a la etapa reproductiva.

En los mamíferos, el fotoperíodo influye sobre actividades tales como el almacenamiento del alimento y la reproducción. Tomemos, por ejemplo, a reproductores estacionales como ovejas y ciervos. La melatonina induce el inicio de sus ciclos reproductivos. Se produce más melatonina cuando hay oscuridad, por eso estos animales reciben una mayor concentración de melatonina cuando los días se hacen más cortos en el otoño. Este aumento de la melatonina reduce la sensibilidad de la glándula pituitaria a los efectos de una retroalimentación negativa de las hormonas de los ovarios y testículos. En

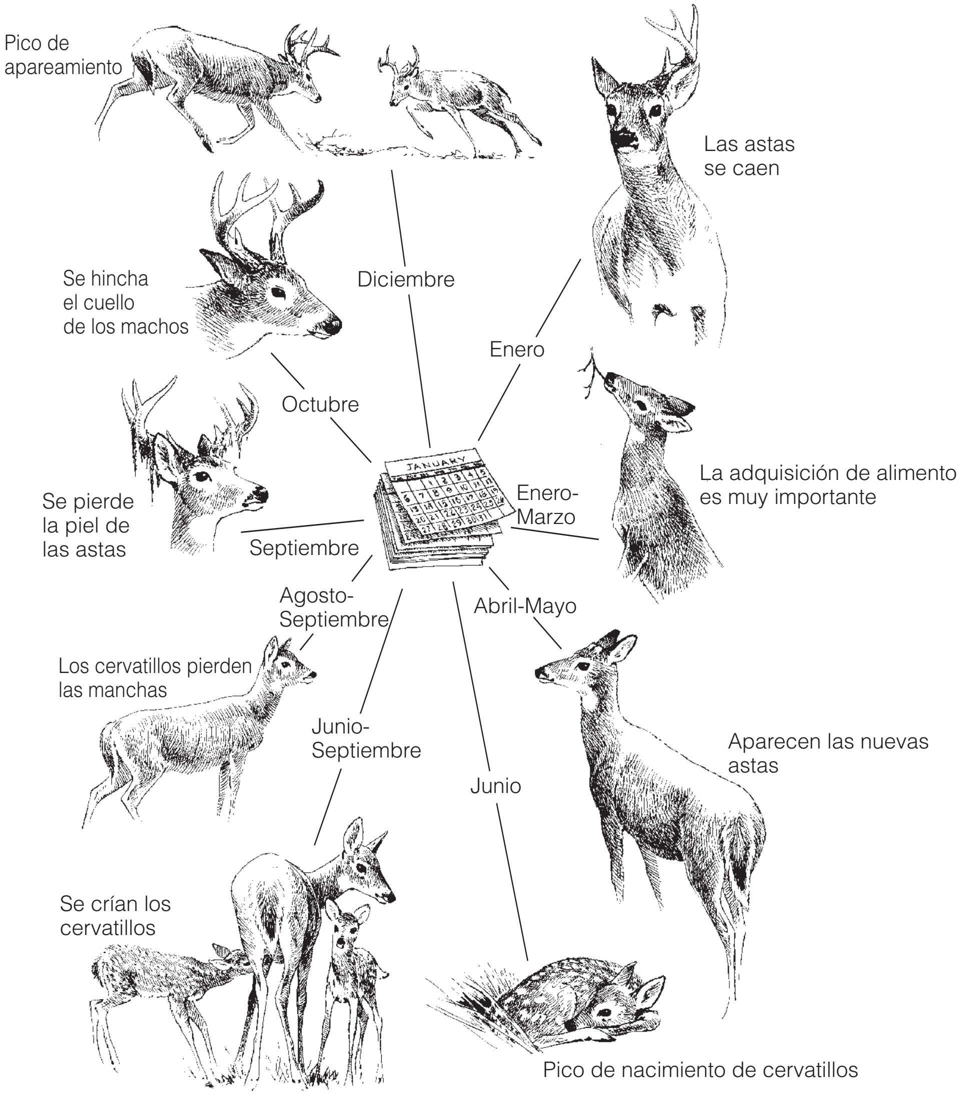

Pico de apareamiento
Las astas se caen
Se hincha el cuello de los machos
Diciembre
Enero
Octubre
JANUARY
La adquisición de alimento es muy importante
Se pierde la piel de las astas
Enero-Marzo
Septiembre
Agosto-Septiembre
Abril-Mayo
Los cervatillos pierden las manchas
Junio-Septiembre
Aparecen las nuevas astas
Junio
Se crían los cervatillos
Pico de nacimiento de cervatillos

Figura 7.21 | Ciclo reproductivo estacional del ciervo de Virginia. El ciclo está en armonía con el acortamiento de los días en otoño, cuando comienza la estación reproductiva, y con el alargamiento de los días en primavera, cuando se inicia el crecimiento de las astas.

ausencia de esta retroalimentación, la pituitaria anterior libera pulsos de otra hormona (llamada *hormona luteinizante*) que estimula el crecimiento de óvulos en los ovarios y la producción de esperma en los testículos.

Las actividades de los animales durante el año reflejan esta respuesta estacional al cambio en la duración del día. El ciclo reproductivo del ciervo de Virginia (*Odocoileus virginianus*; Figura 7.21), por ejemplo, comienza en otoño y los cervatillos nacen en primavera con la disponibilidad de alimento de mejor calidad para amamantar a los pequeños. En las áreas tropicales de Centroamérica, hogar de numerosas especies de murciélagos comedores de fruta (frugívoros), los períodos reproductivos siguen la producción estacional de alimento. Los períodos de nacimiento de los murciélagos frugívoros coinciden con el período máximo de fructificación. Las crías nacen cuando las hembras y las crías tendrán una alimentación adecuada. Los insectos y otros artrópodos alcanzan su mayor biomasa a comienzos de la estación de las lluvias en los bosques de Costa Rica. En este momento, los murciélagos insectívoros dan a luz a sus crías.

7.19 | Los ritmos de actividad de los organismos intermareales siguen los ciclos de las mareas

En las marismas intermareales, los cangrejos violinistas (*Uca* spp.; el nombre se refiere a las pinzas enormemente agrandadas del macho, que agitan de forma incesante) pululan por el fango de las marismas y pantanos manglares en bajas mareas. Cuando la alta marea inunda la marisma, los cangrejos violinistas se retiran a sus madrigueras, donde esperan la siguiente baja marea. Otros organismos intermareales (desde diatomeas, algas verdes, crustáceos de las playas de arena y litorinas de los pantanos hasta los peces intermareales como los blenios (*Malacoctenus*) y cotídidos (*Cottidae*), también responden a los ciclos diarios y de las mareas.

Los cangrejos violinistas que han sido llevados al laboratorio y mantenidos bajo temperatura y luz constantes, privados de indicaciones mareales, exhiben el mismo ritmo mareal en su actividad que la que muestran al ser devueltos al pantano (Figura 7.22). Este ritmo mareal imita el flujo y reflujo de las mareas cada 12,4 horas, la mitad del día lunar de 24,8 horas, el intervalo entre sucesivas salidas de la Luna. Bajo las mismas condiciones constantes, los cangrejos violinistas exhiben un ritmo circadiano de cambios de color, volviéndose oscuros durante el día y claros durante la noche.

¿El reloj es en este caso unimodal, con un ciclo de 12,4 horas o es bimodal, con un ciclo de 24,8 horas, cercano al período del reloj circadiano? ¿Un reloj mantiene un ritmo de día solar de aproximadamente 24 horas y el otro reloj mantiene un ritmo de día lunar de 24,8 horas? J. D. Palmer y sus colaboradores de la Universidad de Massachussets, realizaron experimentos para averiguarlo. Las evidencias sugieren que el reloj de día solar sincroniza las actividades diarias mientras que los dos relojes de día lunar estrechamente

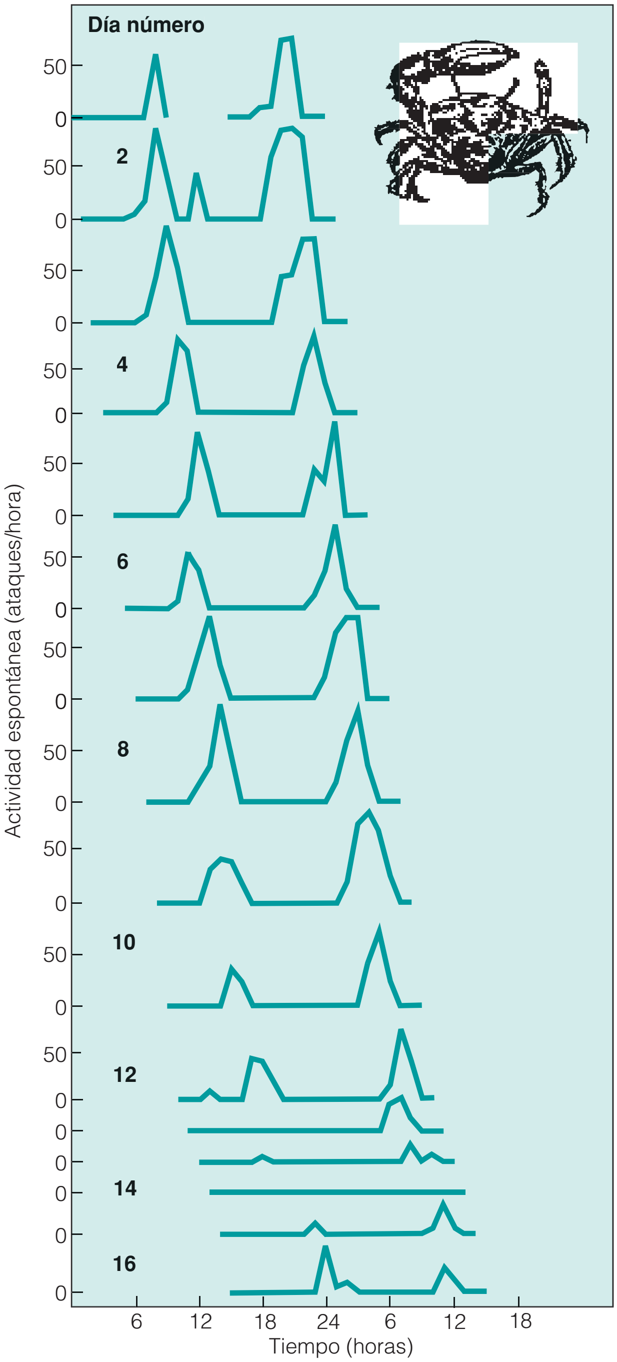


Figura 7.22 | Ritmo mareal de un cangrejo violinista en el laboratorio bajo luz constante y a temperatura constante de 22 °C durante 16 días. Debido a que el día lunar es 51 minutos más largo que el día solar, la marea ocurre 51 minutos más tarde cada día solar, por eso los picos de actividad parecen trasladarse a la derecha. (Adaptado de Palmer 1990.)

relacionados sincronizan la actividad de las mareas. Cada reloj de día lunar controla su propio pico mareal. Si un reloj deja de funcionar en ausencia de las indicaciones ambientales, el otro continúa funcionando. Esta función permite a los organismos mareales sincronizar sus actividades en un ambiente mareal variable. Los ciclos día-noche reajustan los ritmos del los días solares y los cambios mareales reajustan los ritmos mareales. Incluso a nivel celular, los organismos no dependen únicamente de un reloj. Los organismos tienen redundancias internas. Estas redundancias permiten que los diversos relojes funcionen a diferentes velocidades, controlando diferentes procesos con períodos levemente diferentes.

Resumen

Adquisición de energía y nutrientes (7.1)

Los herbívoros adquieren energía y nutrientes consumiendo vegetales; los carnívoros consumen a otros animales y los omnívoros se alimentan de vegetales y de tejidos animales. Los detritívoros se alimentan de materia orgánica muerta.

Necesidades nutricionales (7.2)

Directa o indirectamente, los animales obtienen sus nutrientes de los vegetales. La baja concentración de nutrientes de las plantas puede tener efectos adversos sobre el crecimiento, el desarrollo y la reproducción de los animales consumidores de plantas. Los herbívoros convierten el tejido vegetal en tejido animal. Entre los consumidores de vegetales, la calidad del alimento, especialmente su contenido de proteínas y la digestión, es crucial. Los carnívoros deben asegurarse una cantidad suficiente de nutrientes ya sintetizados por las plantas y convertidos en carne animal.

Requerimientos minerales (7.3)

Los tres nutrientes esenciales que influyen sobre la distribución, comportamiento, crecimiento y reproducción de los animales de pastoreo son el sodio, el calcio y el magnesio. Los animales de pastoreo buscan estos nutrientes en los «lamederos» minerales y en la vegetación que comen.

Captación de oxígeno (7.4)

Los animales generan energía de la ruptura de compuestos orgánicos principalmente mediante la respiración aeróbica, que requiere oxígeno. Las diferencias en los medios de adquisición de oxígeno entre animales terrestres y acuáticos refleja la disponibilidad de oxígeno en los dos ambientes. La mayoría de los animales terrestres tienen cierta forma de pulmones, mientras que la mayoría de los animales acuáticos tienen branquias para transferir los gases entre el cuerpo y el agua que los rodea.

Regulación de las condiciones internas (7.5)

Para enfrentarse a los cambios ambientales diarios y estacionales, los organismos deben mantener cierto equilibrio entre su medio interno y el medio externo. La homeostasis es el mantenimiento del medio interno relativamente constante en un medio externo variable mediante respuestas de retroalimentación negativas. A través de varios mecanismos sensoriales un organismo responde fisiológicamente y/o conductualmente para mantener un medio interno óptimo relativo a su ambiente externo. Para hacerlo necesita del intercambio entre los medios interno y externo.

Intercambio de energía (7.6)

Los animales mantienen su temperatura corporal bastante constante, conocida como temperatura corporal interna. Utilizan medios conductuales y fisiológicos para mantener su balance térmico en un ambiente variable. Capas de grasa muscular y aislamiento superficial con escamas, plumas y piel aíslan el interior del cuerpo del animal de los cambios de la temperatura ambiental. Los animales terrestres se enfrentan a un ambiente térmico más cambiante y a menudo más amenazante que los animales acuáticos.

Regulación térmica (7.7)

Los animales se clasifican en tres grupos principales en relación a la regulación de la temperatura: poiquilotermos, homeotermos y heterotermos. Los poiquilotermos, llamados así porque tienen temperaturas corporales variables bajo la influencia de la temperatura ambiente, son ectodérmicos. Los animales que dependen del calor producido internamente para mantener la temperatura corporal son endotérmicos. Se llaman homeotermos porque mantienen una temperatura corporal bastante constante independientemente del ambiente. Muchos animales son heterotermos y funcionan como endodermos o ectodermos, dependiendo de las circunstancias externas.

Poiquilotermos (7.8)

Los poiquilotermos obtienen y pierden calor en el ambiente. Tienen una tasa metabólica baja y alta conductancia térmica. La temperatura del ambiente controla sus tasas de metabolismo. Los poiquilotermos están activos solamente cuando la temperatura del ambiente es moderada y se vuelven perezosos cuando las temperaturas bajan. Sin embargo, tienen límites superiores e inferiores de temperaturas tolerables. La mayoría de los poiquilotermos acuáticos no mantienen ninguna diferencia apreciable entre la temperatura corporal y la temperatura del agua.

Los poiquilotermos recurren a medios conductuales para regular la temperatura corporal. Explotan los microclimas variables trasladándose a lugares cálidos y soleados para calentarse y buscan la sombra para enfriarse. Muchos anfibios entran y salen del agua. Los insectos y reptiles del desierto levantan y bajan sus cuerpos para reducir o aumentar la conductancia del suelo o para enfriarse por convección. Los animales del desierto recurren a la sombra o pasan el calor del día en madrigueras bajo tierra.

Homeotermos (7.9)

Los homeotermos mantienen una alta temperatura corporal interna mediante la oxidación de la glucosa y otras moléculas ricas en energía. Tienen altas tasas metabólicas y baja conductancia térmica. El aislamiento corporal de la grasa, piel, plumas, escamas y cobertura parecida a la piel de muchos insectos reduce la pérdida de calor del cuerpo. Unos pocos mamíferos del desierto emplean una piel pesada para mantener alejado el frío y el calor del desierto. Cuando el asilamiento falla durante el frío, muchos homeotermos recurren al temblor y queman las reservas de grasa. Para los homeotermos, el enfriamiento por evaporación mediante el sudor, el jadeo y revolcándose en el fango y en el agua es una forma importante de disipar el calor corporal.

Ventajas y desventajas de la regulación térmica (7.10)

Las dos formas de mantener la temperatura corporal, ectotermia y endotermia, comprenden ventajas y desventajas. A diferencia de los poiquilotermos, los homeotermos pueden permanecer activos sin importar la temperatura ambiente. Para los homeotermos, una alta tasa de metabolismo aeróbico implica un mayor gasto energético. Este gasto implica un menor límite al tamaño corporal. Debido al bajo gasto metabólico de la exotermia, los poiquilotermos pueden reducir la actividad metabólica en períodos de escasez de alimento y agua y temperaturas extremas. Los bajos requerimientos energéticos permiten a los poiquilotermos terrestres colonizar áreas con limitados alimentos y agua.

Heterotermos (7.11)

Dependiendo de las condiciones ambientales y fisiológicas, los heterotermos adoptan las características de los endodermos o de los ectodermos. Algunos animales normalmente homeotérmicos se vuelven ectodérmicos y reducen su temperatura corporal bajo ciertas condiciones ambientales. Muchos poiquilotermos, especialmente los insectos, necesitan aumentar su tasa metabólica para generar calor antes de poder volar. La mayoría cumple esta hazaña haciendo vibrar las alas o los músculos de las alas o poniéndose al sol. Después del vuelo, su temperatura corporal disminuye a la temperatura ambiente.

Torpor (7.12)

Durante los extremos ambientales, algunos animales entran en un estado de torpor para reducir el alto gasto energético de permanecer tibio o caliente. Vuelven más lento su metabolismo, latidos cardíacos y respiración y reducen la temperatura corporal. Las aves como el colibrí y los mamíferos como los murciélagos experimentan torpor diario, el equivalente del sueño profundo, sin los amplios cambios metabólicos del torpor estacional. La hibernación (torpor estacional durante el invierno) involucra la total reorganización de la actividad metabólica para que funcione a un nivel muy bajo. Los latidos cardíacos, la respiración y la temperatura corporal se reducen mucho.

Medios fisiológicos únicos para mantener el equilibrio térmico (7.13)

Muchos homeotermos y heterotermos emplean circulación de contracorriente, el intercambio de calor corporal entre la sangre arterial y venosa que llega a las extremidades. Este intercambio reduce la pérdida de calor en las partes del cuerpo o enfría la sangre que fluye a órganos tan vitales como el cerebro.

Algunos mamíferos del desierto usan la hipertemia para reducir la diferencia entre la temperatura corporal y ambiental. Almacenan el calor corporal durante el día, luego lo liberan al desierto frío por la noche. La hipertermia reduce la necesidad de enfriamiento por evaporación y por lo tanto conserva el agua. Algunos poiquilotermos que toleran el frío utilizan el sobreenfriamiento, la síntesis de glicerol en los fluidos corporales, para resistir al congelamiento en invierno. El sobreenfriamiento ocurre cuando la temperatura corporal cae por debajo del congelamiento sin que los fluidos corporales se congelen. Algunos invertebrados intermareales sobreviven al frío congelándose, luego se descongelan con temperaturas más cálidas.

Equilibrio hídrico en animales terrestres (7.14)

Los animales terrestres deben compensar la pérdida de agua por evaporación, respiración y excreción de residuos por consumo y/o conservación del agua. Los animales terrestres obtienen agua al beber, comer y producir agua metabólica. Los animales de las regiones áridas pueden reducir la pérdida de agua cuando se vuelven nocturnos, producen orina y heces muy concentradas, se vuelven hipertérmicos durante el día, sólo utilizan agua metabólica y toleran la deshidratación.

Equilibrio hídrico en animales acuáticos (7.15)

Los animales acuáticos necesitan evitar la captación o liberarse del exceso de agua. Los peces de agua dulce mantienen el balance osmótico mediante la absorción y retención de sales en células especiales del cuerpo y mediante la producción de cantidades abundantes de orina acuosa. Muchos invertebrados marinos mantienen la misma presión osmótica que el agua marina en sus células corporales. Los peces marinos secretan el exceso de sales y otros iones a través de los riñones o por las membranas branquiales.

Flotabilidad (7.16)

Los animales acuáticos emplean una amplia variedad de mecanismos para mantener la flotabilidad, incluyendo vejigas llenas de gas, pulmones y depósitos lipídicos.

Cambios diarios y estacionales en la duración del día (7.17)

Los organismos vivos, excepto las bacterias, tienen un ritmo circadiano innato de actividad e inactividad. Bajo condiciones naturales, se ajusta el ritmo circadiano para las 24 horas del día mediante indicaciones de tiempo externas, en especial la luz y la oscuridad (día y noche). Este ajuste sincroniza la actividad de los vegetales y animales con el ambiente. El comienzo y cese de la actividad dependen de que los organismos sean activos en la luz o en la oscuridad.

Los ritmos circadianos hacen funcionar los relojes biológicos de las células de los vegetales y de los cerebros de los animales multicelulares. Los animales producen más cantidad de una hormona especial, la melatonina, en la oscuridad que en la luz. Por lo cual la melatonina se transforma en un dispositivo para medir la duración del día.

Duración crítica del día (7.18)

Los cambios estacionales en la actividad se basan en la duración del día. Los días que se alargan en primavera y los días que se acortan en otoño estimulan la migración de los animales y también la reproducción y el almacenamiento del alimento. Estos ritmos estacionales conducen a los organismos vivos a una etapa reproductiva en el momento del año con la mayor probabilidad de supervivencia de las crías. Los ritmos sincronizan en una población actividades tales como el apareamiento y la migración.

Ciclos mareales (7.19)

Los organismos intermareales están bajo la influencia de dos ritmos ambientales: la duración del día y los ciclos mareales de 12,4 horas. Los organismos intermareales parecen tener dos relojes de día lunar que ajustan los ritmos mareales y un reloj de día solar que ajusta los ritmos circadianos.

Preguntas de estudio

1. ¿Qué limitaciones impone la dieta a base de vegetales en comparación con la de tejidos animales?
2. ¿Qué es homeostasis?
3. En la Figura 7.14, ¿Por qué la tasa metabólica específica de masa (tasa metabólica por unidad de peso) de los mamíferos aumenta al disminuir la masa corporal?
4. ¿Por qué las especies más grandes de poiquilotermos se encuentran en las regiones tropicales y subtropicales?
5. ¿Cómo piensa que el tamaño promedio de especies mamíferas varíe de los trópicos a las regiones polares? ¿Por qué?
6. ¿Por qué podría ser más fácil capturar una serpiente por la mañana temprano que por la tarde?
7. ¿Por qué los homeotermos típicamente tienen una mayor proporción de aislamiento corporal que los poiquilotermos?
8. ¿Qué comportamientos ayudan a los poiquilotermos a mantener una temperatura corporal bastante constante durante su estación de actividad?
9. ¿De qué forma influye el tamaño y la forma del cuerpo de un animal en su capacidad de intercambiar calor con el ambiente que lo rodea?
10. Compare el problema de mantener el equilibrio hídrico entre peces de agua dulce y de mar.
11. ¿De qué forma el sobreenfriamiento permite a algunos insectos, anfibios y peces sobrevivir a condiciones de congelamiento?
12. ¿Cómo funciona la circulación de contracorriente y qué función cumple?
13. Explique la diferencia entre hibernación y torpor.
14. Considere una población de peces que viven debajo de una central eléctrica que descarga agua caliente. La central cierra por 3 días en invierno. ¿Qué efecto tendría esto sobre los peces?
15. Defina ritmo circadiano.
16. ¿De qué forma influye la duración del día en la actividad estacional de vegetales y animales?
17. ¿Cuál es el valor adaptativo de la sincronización estacional de la actividad animal?

Bibliografía adicional

French, A. R. 1988. *The patterns of mammalian hibernation. American Scientist* 76:569-575.

Este artículo proporciona una visión general excelente, de fácil lectura y bien ilustrada sobre el concepto de la hibernación.

Heinrich, B. 1996. *The thermal warriors: Strategies of insect survival.* Cambridge: Harvard Univ. Press.

Este divertido libro describe las estrategias que los insectos utilizan para calentar sus cuerpos. Está lleno de peculiares y maravillosos ejemplos del mundo de los insectos.

Johnson, C. H., and J. W. Hastings. 1986. *The elusive mechanisms of the circadian clock. American Scientist* 74:29-36.

Este artículo trata sobre la historia de la búsqueda de los mecanismos de control de los ritmos circadianos y da una visión general fácil de entender.

Lee, R. E., Jr. 1989. *Insect cold-hardiness: To freeze or not to freeze. Bioscience* 39:308-313.

Este artículo nos proporciona una excelente visión general sobre la diversidad de adaptaciones que representan las soluciones evolutivas a los problemas a los que deben hacer frente los insectos con los cambios de temperatura estacionales. Incluye una buena exposición sobre el sobreenfriamiento y la resistencia al en los insectos.

Palmer, J. D. 1996. *Time, tide, and living clocks of marine organisms. American Scientist* 84:570-578.

Se trata de artículo de fácil lectura y bien ilustrado sobre la adaptación de los microorganismos marinos a los ciclos de las mareas.

Schmidt-Neilsen, K. 1997. *Animal physiology: Adaptation and environment.* 5th ed. New York: Cambridge Univ. Press.

Este extenso texto contiene más información relacionada con la fisiología animal y el rango de adaptaciones que permite a los animales subsistir en una gran variedad de entornos terrestres y acuáticos.

Storey, K. B., and J. M. Storey. 1996. *Natural freezing survival in animals. Annual Review of Ecology and Systematics* 27:365-386.

Un excelente y, en cierto modo, técnico análisis de las adaptaciones que permiten a los animales subsistir bajo heladas..

Takahashi, J. S., and M. Hoffman. 1995. *Molecular biological clocks. American Scientist* 83:158-165.

Un gran artículo de fácil lectura que aporta una visión general de los mecanismos que participan en los relojes biológicos.

Capítulo 8 | Patrones de ciclos vitales

8.1 La reproducción puede ser sexual o asexual
8.2 La reproducción sexual puede ser de varias formas
8.3 Los sistemas de apareamiento describen la formación de parejas de machos y hembras
8.4 Conseguir pareja supone una selección sexual
8.5 Las hembras pueden seleccionar a sus parejas basándose en sus recursos
8.6 Los organismos disponen tiempo y energía para la reproducción
8.7 Las especies difieren en el tiempo de reproducción
8.8 La inversión parental depende del número y del tamaño de las crías
8.9 La fecundidad depende de la edad y el tamaño
8.10 El abastecimiento de alimentos afecta a la producción parental
8.11 El esfuerzo reproductivo puede variar con la latitud
8.12 La selección del hábitat influye en el éxito reproductivo
8.13 Las condiciones ambientales influyen en la evolución de las características del ciclo vital

El ciclo vital de un organismo es el patrón de crecimiento, desarrollo y reproducción a lo largo de su vida. Integra una rica selección de adaptaciones relacionadas con la fisiología, morfología y comportamiento. Incluye las adaptaciones al ambiente físico reinante, como las que hemos examinado en los Capítulos 6 y 7. Y lo que tal vez sea más importante, el ciclo vital supone adaptaciones relacionadas con las interacciones del organismo con otros organismos: el ambiente biológico. Sin duda, la característica más importante del ciclo vital es la adaptación relacionada con la reproducción. La medida real del éxito reproductivo de un organismo es la eficiencia (véase el Capítulo 2). La evolución es el producto de la reproducción diferencial de un individuo y el proceso de selección natural.

Si el éxito reproductivo (el número de descendientes que sobrevive para reproducirse) es la medida de la eficiencia, imagine el diseñar un organismo con el objetivo de maximizar dicha eficiencia. Se reproduciría lo antes posible tras su nacimiento, se reproduciría continuamente y produciría un gran número de crías grandes, a las que debería criar y proteger. Pero tal organismo no es posible. Cada individuo posee una capacidad limitada de recursos que se asignan a diferentes cometidos y la asignación a uno de ellos reduce los recursos disponibles para los demás. La asignación a la reproducción reduce la cantidad de recursos disponibles para el crecimiento. El individuo ¿debería reproducirse en su vida temprana o retardar la reproducción? Para una determinada asignación de recursos para la reproducción ¿debería el individuo producir muchas crías pequeñas, o pocas pero grandes? De este modo, el organismo afronta los compromisos con las características de su ciclo vital relacionadas con la reproducción, tal y como lo hacen en las adaptaciones relacionadas con el equilibrio del carbono, la energía y el agua tratados en los Capítulos 6 y 7. Esos compromisos incluyen los modos de reproducción, edad de la reproducción, asignación de recursos a la reproducción, tiempo de reproducción, número y tamaño de huevos, crías o semillas producidas; y cuidado parental. Todo esto según la fisiología, la energía y el ambiente físico y biótico que les rodea: el hábitat del organismo. En este capítulo, exploraremos estos compromisos y la diversidad de soluciones que se han desarrollado para asegurar el éxito de una tarea que es esencial para la continuación de la vida en nuestro planeta: la reproducción.

8.1 | La reproducción puede ser sexual o asexual

En el Capítulo 2 exploramos cómo la variación genética entre los individuos de una población surge de la reorganización de genes y cromosomas en la reproducción sexual. En la reproducción sexual entre dos individuos diploides, los individuos producen gametos haploides (la mitad del número normal de cromosomas), huevo y esperma, que se combinan para formar una célula diploide, o cigoto, que posee una dotación completa de cromosomas. Debido a que el número posible de recombinaciones genéticas es enorme, la recombinación es la más inmediata y la principal fuente de variabilidad genética entre las crías. Sin embargo, no todas las formas de reproducción son sexuales. Muchos organismos se reproducen de forma asexual. La reproducción asexual produce crías sin necesidad de huevo o esperma. Puede ser de varios tipos, pero en todos los casos los nuevos individuos son genéticamente iguales a sus padres. Las plantas de fresa proliferan por rizomas: tallos subterráneos de los que brotan nuevas raíces y tallos verticales. El paramecio unicelular se reproduce dividiéndose en dos. Las hidras, celentéreos de agua dulce, se reproducen por gemación, un proceso por el cual la gema se desarrolla como un nuevo individuo. En primavera, los pulgones hembra sin alas emergen de los huevos que han sobrevivido al invierno y dan lugar a hembras sin alas sin producirse la fertilización, un proceso llamado partenogénesis (Del griego *parthenos*, «virgen»; del latín *génesis* «nacimiento»).

Los organismos que dependen en gran parte de la reproducción asexual, en algunas ocasiones se revierten hacia la reproducción sexual. Muchas de estas reversiones son inducidas por un cambio ambiental en algún momento de su ciclo vital. Durante los periodos más cálidos del año, las hidras se dedican a la reproducción sexual para producir huevos que permanecerán en letargo durante el invierno y de los cuales las hidras emergen en primavera para luego madurar y reproducirse asexualmente. Tras dar origen a varias generaciones de hembras sin alas, los pulgones producen una generación de hembras aladas. Estas hembras emigran hacia diferentes plantas alimenticias, se establecen y se reproducen por partenogénesis. Más tarde, en el verano, estas mismas hembras vuelven a sus plantas alimenticias originales y dan lugar a verdaderas formas sexuales, machos y hembras alados que ponen huevos en vez de producir crías. Tras el apareamiento, cada hembra pone uno o más huevos en hibernación. Debido a que los machos sólo producen esperma con el cromosoma X, el huevo incubado en primavera producirá hembras sin alas que darán a luz a crías hembras.

Cada forma de reproducción, sexual y asexual, tiene sus compromisos. La capacidad de sobrevivir, crecer y reproducirse indica que un organismo está bien adaptado a las condiciones ambientales predominantes. La reproducción asexual produce crías genéticamente idénticas a sus padres y, por lo tanto, se adaptan fácilmente al ambiente local. Debido a que todos los individuos poseen la capacidad de reproducirse, la reproducción asexual tiene la posibilidad de un gran crecimiento de la población. Sin embargo, el coste de la reproducción asexual es la pérdida de la recombinación genética que incrementa las variaciones entre las crías. La variabilidad genética baja entre individuos de la población significa que la población responderá más uniformemente a un cambio en las condiciones ambientales que una población producto de la reproducción sexual. Si un cambio en las condiciones ambientales es perjudicial, el efecto en la población puede ser fatal.

Por el contrario, la combinación de genes y cromosomas que se produce en la reproducción sexual produce variabilidad genética al punto de que cada individuo de la población es genéticamente único. Esta variabilidad genética produce un amplio campo de potenciales respuestas al ambiente, lo que incrementa la probabilidad de que algunos individuos sobrevivan a los cambios ambientales. Pero esta variabilidad tiene un coste. Cada individuo sólo puede contribuir con la mitad de sus genes a la generación siguiente. Esto requiere órganos reproductores especializados que no tengan relación directa con la supervivencia del individuo más allá de su reproducción. La producción de gametos (huevo y esperma), los comportamientos de cortejo y el apareamiento son energéticamente costosos. El gasto en la reproducción no es igual para ambos sexos. Los huevos (óvulos) que producen las hembras son mucho más grandes y mucho más costosos desde el punto de vista energético que el esperma que producen los machos. Como analizaremos en los siguientes apartados, esta diferencia en la inversión de la energía en la reproducción entre machos y hembras tiene importantes repercusiones en la evolución de las características del ciclo vital.

8.2 | La reproducción sexual puede ser de varias formas

La reproducción sexual puede ser de varias formas. La más familiar supone machos y hembras separados individualmente. Esto es común en la mayoría de los animales. A las plantas que poseen esta característica se las denomina **dioi-**

cas (del griego *di*, «dos» y *oikos* «hogar»); como ejemplo, pueden citarse los acebos (*Ilex* spp.) y las ortigas (*Urtica* spp.) (Figura 8.1a).

En algunas especies, los organismos individuales poseen tanto órganos masculinos como femeninos. Son los **hermafroditas** (del griego *hermaphroditos*). En los organismos vegetales, los individuos pueden ser hermafroditas cuando poseen flores bisexuales con órganos masculinos (estambres) y femeninos (ovarios), como los lirios y los ranúnculos (Figura 8.1b). A estas flores se las denomina *perfectas*. El tiempo asincrónico de maduración del polen y el óvulo reduce las posibilidades para la auto fertilización. Otras plantas son las **monoicas** (del griego *mon*, «uno», y *oikos* «hogar»). Poseen flores masculinas y femeninas por separado en la misma planta, como los abedules (*Betula* spp.) y tsuga (*Tsuga* spp.) (Figura 8.1c). A estas flores se las denomina *imperfectas*. Esta estrategia de reproducción sexual puede ser una ventaja en el proceso de colonización. Una sola planta hermafrodita autofertilizada puede colonizar un nuevo hábitat, reproducirse y establecer una nueva población, tal como las hacen las malezas anuales que se autofertilizan y colonizan hábitat alterados.

Entre los animales, los individuos hermafroditas poseen órganos sexuales femeninos y masculinos (tanto testículos como ovarios), una condición frecuente en algunos invertebrados como las lombrices. En estas especies, a las que nos referimos como **hermafroditas simultáneas**, el órgano masculino de un individuo se aparea con el órgano femenino de otro y viceversa. El resultado es que una población de individuos hermafroditas puede producir el doble de crías que una población de individuos unisexuales.

Otra especie son los **hermafroditas secuenciales**. Algunos animales, como los moluscos y equinodermos, y unas cuantas plantas, pueden ser de sexo masculino durante una parte de su ciclo vital y de sexo femenino en otro momento. Algunos peces pueden ser primero hembras, y después machos. El cambio de sexo con frecuencia tiene lugar cuando los individuos maduran o se desarrollan. Un cambio en las proporciones sexuales de la población estimula el cambio de sexo entre algunos animales. La eliminación de individuos del otro sexo inicia un cambio de sexo entre algunas especies de peces marinos. Entre algunos peces de los arrecifes de coral, la eliminación de las hembras de un grupo social estimula a los machos a cambiar de sexo y volverse hembras. En otras especies, la eliminación de los machos estimula el reemplazo uno a uno de los machos por hembras que cambian de sexo. Entre los moluscos, los gasterópodos (caracoles y babosas) y los bivalvos (almejas y

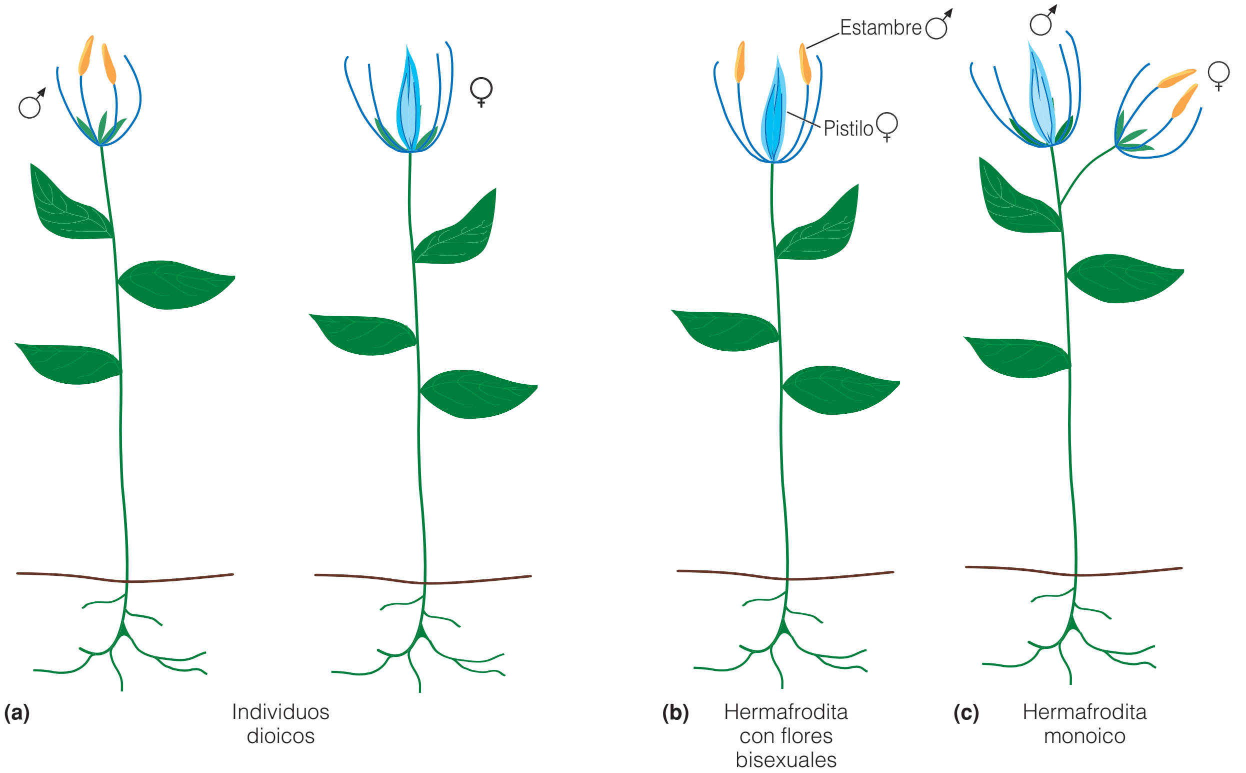


Figura 8.1 | La estructura floral en **(a)** plantas dioicas (individuos masculino y femenino por separado), **(b)** plantas hermafroditas que poseen flores bisexuales, y **(c)** plantas monoicas que poseen flores masculinas y femeninas por separado.

mejillones) poseen especies que cambian de sexo. Casi todas estas especies cambian de macho a hembra.

Las plantas también pueden sufrir cambios de sexo. Una de ellas es el arísaro (*Arisaema triphyllum*), una planta herbácea clónica que se encuentra en los bosques de la zona oriental de Norteamérica. El arísaro puede producir flores masculinas un año, un brote vegetativo asexual el siguiente, y flores femeninas el siguiente. Durante su periodo vital, puede producir flores de ambos sexos y también brotes vegetativos asexuales, pero no con una secuencia particular. Normalmente, a una etapa asexual le sigue un cambio de sexo. El cambio de sexo en los arísaros parece estar originada por el alto coste de energía de producir flores femeninas. En general, carecen de recursos suficientes para producir flores femeninas en años sucesivos; las flores masculinas y el polen son mucho más económicos de producir que las flores femeninas y sus subsecuentes frutos.

8.3 | Los sistemas de apareamiento describen la formación de parejas de machos y hembras

En una elevación de tierra con malezas, en el borde de un bosque, un par de zorros rojos (*Vulpes vulpes*) han cavado una profunda madriguera. Dentro de ella se encuentran las hembras con sus crías. Afuera, en la entrada de la madriguera, hay pieles y huesos desparramados, los restos del alimento que ha llevado el macho a la guarida para su hembra y sus crías. Dentro del bosque, un ciervo hembra ha escondido un cervato, camuflándolo en una parcela de helechos en el suelo forestal. El ciervo padre se ha ido y no ha sabido de la existencia de su cría. Su única interacción con la madre fue durante el otoño anterior, cuando ella era una de un gran número de hembras con las que se apareó durante un corto período de algunos días.

El zorro y el ciervo representan los dos extremos al que nos referimos cuando hablamos de **sistemas de apareamiento**, el patrón de apareamiento entre machos y hembras de una población. La estructura de los sistemas de apareamiento varía desde la **monogamia**, que supone la formación de un vínculo de pareja perdurable entre un macho y una hembra, y también de la **promiscuidad**, en la cual machos y hembras se aparean con uno o varios del sexo opuesto y no forman un vínculo perdurable.

La monogamia es más frecuente en pájaros y rara entre los mamíferos, a excepción de algunos carnívoros como los zorros y las comadrejas, y algunos herbívoros como el castor, las ratas almizcleras (*Ondatra zibhetica*), y los ratones de pradera (*Microtus ochrogaster*). Se da mayormente entre las especies en las cuales la cooperación de ambos padres se necesita para criar a sus hijos de manera exitosa. La mayoría de las especies de pájaros son monógamos estacionalmente (durante la época de cría), porque la mayoría de sus crías están indefensas durante la incubación y necesitan alimento, calor y protección. La madre aviar no está tan preparada para proveer esas necesidades como el padre. En vez de buscar nuevas parejas, el macho puede incrementar su eficiencia continuando su inversión en la cría. Sin él, la cría que lleva sus genes no sobrevivirá. Entre los mamíferos, la situación es diferente. Las hembras producen leche y proveen de alimento a la cría. Los machos a menudo contribuyen en poco o nada a la supervivencia del descendiente, entonces es ventajoso para ellos aparearse con la mayor cantidad de hembras posible. Entre las excepciones se encuentran los zorros, los lobos y otros cánidos en los que el macho aporta a la hembra y sus crías la defensa del territorio. Tanto machos como hembras regurgitan la comida a la cría destetada.

La monogamia, sin embargo, tiene otro aspecto a tener en cuenta. Entre las numerosas especies de pájaros monogámicos, el macho o la hembra pueden «engañar» al otro y copular con otros fuera de la pareja mientras mantiene una relación reproductiva con la pareja primaria y cuida de la cría. Cuando se compromete en copulaciones fuera de la pareja, la hembra puede incrementar su eficiencia porque sus crías pueden recibir los cuidados de dos o más machos. El macho incrementa su eficiencia porque produce crías con varias hembras.

La **poligamia** es la captación de dos o más parejas por parte de un individuo, ninguna de las cuales se aparea con otros individuos. Puede involucrar un macho y varias hembras o una hembra y varios machos. Se establece un vínculo de pares entre el individuo y cada pareja. El individuo que posee varias parejas (sea macho o hembra) generalmente no se involucra en el cuidado de la cría. Liberado de los deberes parentales, el individuo puede dedicar más tiempo y energía a la competencia por más parejas y recursos.

El número de especies del sexo opuesto que un individuo puede monopolizar depende del grado de sincronía en la receptividad sexual. Por ejemplo, si las hembras de la población son sexualmente activas sólo durante un periodo breve, como el ciervo de Virginia, la cantidad que puede monopolizar el macho será limitada. Sin embargo, si las hembras están dispuestas durante un largo periodo de tiempo, como el ciervo (*Cervus elaphus*), el tamaño del harén que un macho puede controlar dependerá de la disponibilidad de hembras y del número de parejas que el macho sea capaz de defender.

Las condiciones ambientales y de comportamiento dan lugar a varios tipos de poligamia. En la **poliginia**, un individuo macho forma pareja con dos o más hembras. En la **poliandria**, un individuo hembra hace pareja con dos o más machos. La poliandria es interesante porque es la excepción más que la regla. El sistema se desarrolla mejor en tres grupos de pájaros, las jacanas, los falaropos y los correlimos. Las hembras compiten y defienden los recursos esenciales para el macho. Además, las hembras compiten por los machos disponibles. Como en la poliginia, este sistema de apareamiento depende de la distribución y de la capacidad de defensa de los recursos, especialmente de la calidad del hábitat. La hembra produce múltiples puestas de huevos, cada una con un macho diferente. Una vez puestos los huevos, el macho comienza la incubación y se vuelve sexualmente inactivo.

La naturaleza y la evolución de las relaciones macho-hembra están influenciadas por las condiciones ambientales, especialmente la disponibilidad y distribución de los recursos y la capacidad de los individuos para controlar el acceso a los recursos. Si el macho no posee un papel en la alimentación y la protección de las crías y no otorga ningún recurso, la hembra no obtiene ninguna ventaja quedándose con él; y a su vez, el macho no gana en eficiencia quedándose con la hembra. Si el hábitat fuera lo suficientemente uniforme como para que exista una pequeña diferencia en la calidad del territorio que mantiene el individuo, la selección favorecería la monogamia porque la eficiencia de las hembras en todos los hábitats sería casi la misma. Sin embargo, si el hábitat es diverso, con algunas zonas más productivas que otras, la competencia será intensa, y algunos machos se establecerán en territorios más pobres. Bajo tales condiciones, una hembra podrá encontrar más ventajoso unirse a otra hembra en el territorio de un macho que defiende un recurso con riquezas que establecerse sola con un macho en un territorio más pobre. La selección bajo esas condiciones, favorecerá una relación poligámica, aunque el macho provea sólo una pequeña ayuda en la alimentación de la cría.

8.4 | Conseguir pareja supone una selección sexual

El extravagante plumaje del pavo real fue un problema perturbador para Charles Darwin. Las plumas de su cola son grandes y desgarbadas y requieren una considerable asignación de energía para desarrollarse. Además, son muy llamativas y representan un obstáculo para el pavo real cuando éste intenta escapar de los depredadores. Según la teoría de la selección natural (véase el Capítulo 2), ¿qué explicación tiene la cola del pavo real? ¿Qué beneficios posibles puede tener?

En su libro *El origen del hombre, y la selección en relación al sexo*, publicado en 1871, Darwin observó que el elaborado y a menudo extravagante plumaje de los pájaros como también los cuernos, astas y el gran tamaño de los machos polígamos parecen ser incompatibles con la selección natural. Para explicar por qué machos y hembras de la misma especie a menudo difieren ampliamente en el tamaño de su cuerpo, ornamentación y color (denominado *dimorfismo sexual*), Darwin desarrolló una teoría de la selección sexual. Propuso dos procesos para explicar las diferencias entre los sexos: la selección intrasexual y la selección intersexual.

La **selección intrasexual** supone una competencia entre machos (o entre hembras en el caso de la poliandria) por la posibilidad de aparearse. Esto lleva a desarrollar características sexuales exageradas, como el gran tamaño, la agresividad y órganos de amenaza como astas y cuernos que ayudan en la competencia para encontrar pareja.

La **selección intersexual** supone los atractivos diferenciales del individuo de un sexo a otro (véase Perfil de investigadores: Alexandra L. Basolo). La selección intersexual conduce a ciertas características en machos como el brillo o el plumaje elaborado, que utilizan en exhibiciones sexuales, como también la elaboración de algunas características relacionadas con la selección intrasexual (como cuernos y astas). Existe una gran rivalidad entre los machos por llamar la atención de la hembra. En última instancia, la hembra determina quién es el ganador, y selecciona a un individuo como su pareja. Pero ¿influyen las características como la coloración brillante, el plumaje elaborado y el tamaño en la selección de machos y hembras de las especies?

Marion Petrie de la Universidad de Newcastle, Inglaterra realizó algunos experimentos para examinar la selección intersexual en los pavos reales (*Pavo cristatus*). Midió la longitud de la cola de pavos reales machos elegidos por las hembras como parejas durante la época de cría. Los resultados demostraron que las hembras seleccionan machos cuyas colas tienen plumas más largas. Luego, Marion quitó algunas plumas de la cola de un grupo de machos de cola larga y descubrió que la reducción del tamaño de la cola llevaba a una disminución en el éxito para el apareamiento. En el caso del pavo real, el tamaño importa.

Sin embargo el tamaño de la cola en sí no es lo importante; pero sí lo es lo que éste supone acerca del individuo. La cola larga, colorida y ostentosa hace al macho más vulnerable a la depredación, o en muchas otras formas reduce las probabilidades del macho de sobrevivir. El hecho de que un macho pueda lidiar con esas desventajas y sobrevivir es una franca valoración de su salud, fortaleza y superioridad genética. Las hembras que muestran preferencias por machos con cola de plumas largas tendrán crías que llevarán los genes de elevada viabilidad. De este modo, la fuerza que impulsa la evolución de determinadas características sexuales exageradas en los machos es la selección de la hembras. De hecho, las crías de los pavos reales hembra que han formado pareja con machos de plumas largas en su cola tienen mayores posibilidades de supervivencia que aquellas cuya pareja posee cola corta. Un mecanismo similar ocurre en la selección de pájaros machos con plumaje brillante. Una hipótesis propone que sólo los machos saludables pueden desarrollar este tipo de pelaje. Existen pruebas de que algunas especies cuyos machos poseen baja infección parasitaria tienen el plumaje más brillante. Las hembras que seleccionan machos basándose en las diferencias del brillo del plumaje en realidad están seleccionando machos más resistentes a las enfermedades, y esto, por lo tanto, incrementa su productividad (véase el Apartado 15.7).

8.5 | Las hembras pueden seleccionar a sus parejas basándose en sus recursos

Una hembra exhibe dos formas de abordaje principales al elegir a su pareja. En la forma de elección sexual que se ha tratado con anterioridad, la hembra selecciona según determinadas características como el plumaje exagerado u otras demostraciones que puedan relacionarse con la salud y la calidad de un macho como pareja. La segunda aproximación es que la hembra puede basar su elección en recursos como el hábitat o la comida que mejorarán su eficiencia.

Para las hembras monógamas, el criterio de selección del macho parece ser la captación de un recurso, normalmente la defensa de un territorio o hábitat de buena calidad (véase el Apartado 11.10). La hembra ¿selecciona a un macho y acepta su territorio, o selecciona el territorio y acepta el macho que vive en él? Existen pruebas de laboratorio y estudios de campo que indican que los pájaros cantores hembra basan su elección, en parte, en la variedad de cantos del macho. En estudios aviares, las hembras del carbonero común (*Parus major*) eran más receptivas a los machos que poseían una mayor variedad de cantos elaborados. En los estudios de campo, el carricerín común macho (*Acrocephalus schoenobaenus*), con repertorios de canto más complejo, parece quedarse con los territorios de mayor calidad, por lo que los cantos más complejos podrán conducir de hecho a la hembra. Ninguno de estos estudios, sin embargo, ha determinado la eficiencia de las hembras atraídas hacia esos machos.

Entre las especies polígamas, el asunto se vuelve más complejo. En aquellos casos en los que las hembras captan un recurso junto con el macho, la situación es similar a la de las relaciones monogámicas. Entre los pájaros polígamos, por ejemplo, las hembras muestran una fuerte preferencia por los machos que habitan en territorios de buena calidad. En los territorios con una cobertura superior en el nido y abundancia de comida, las hembras pueden conseguir el éxito reproductivo inclusive si comparten el territorio y el macho con otras hembras.

Cuando el macho polígamo no ofrece recursos, la hembra posee una información limitada sobre cómo actuar. Ella deberá seleccionar un ganador que venza a los otros en combate, como el cimarrón, el ciervo y las focas. Deberá seleccionar a su pareja por la intensidad de las exhibiciones de cortejo o alguna característica morfológica que refleje la superioridad genética del macho y su vitalidad.

Entre algunas especies polígamas, es difícil observar el trabajo de selección de las hembras. En ciervos y focas, el macho dominante se encarga de un harén de hembras. No obstante, las hembras expresan alguna elección. Las protestas de los elefantes marinos hembra para obtener la atención del macho dominante pueden atraer otros machos grandes a su alrededor, que intentan reemplazarlo. Este comportamiento asegura que las hembras formarán pareja sólo con el macho de mayor rango.

En otras situaciones, las hembras parecen tener claramente el control. Los machos actúan y se exponen para ellas. Tal publicidad puede ser muy costosa para el cortejo de las especies polígamas. Debido al comportamiento ostentoso y la distracción se arriesgan a la depredación. Aparecen ejemplos excepcionales sobre la elección de la hembra en las especies de lek. Estos animales se reúnen en grupos de cortejo comunales llamados **leks** o ruedos. Los machos del lek defienden pequeños territorios que no poseen recursos y publicitan su presencia mediante voces coloridas y demostraciones visuales. Las hembras visitan los leks de los machos expuestos, seleccionan uno, se aparean y luego se van. Aunque unas pocas especies utilizan este sistema de apareamiento, está generalizado en todo el mundo animal, desde insectos a ranas, pájaros y mamíferos. Los machos defienden territorios de apareamiento pequeños y cerrados, donde las hembras tendrán zonas superpuestas que los machos no podrán defender de forma económica. Los leks ofrecen una oportunidad poco frecuente para las hembras de elegir una pareja entre los machos que se exhiben. Al congregarse entre los machos dominantes con las más atractivas exhibiciones, los machos satélites y menos dominantes pueden quedarse con alguna oportunidad de apareamiento. La mayoría de los apareamientos en el lek, sin embargo, los realiza un pequeño porcentaje de machos de jerarquía dominante establecida durante la ausencia de hembras.

8.6 | Los organismos disponen tiempo y energía para la reproducción

Los organismos invierten su energía, como se gastan los ingresos de una casa o de una empresa, para satisfacer muchas necesidades. Una parte de esa energía se emplea en el crecimiento, la manutención, la captación de alimento, la defensa del territorio y a escapar de los depredadores. La energía debe ser también destinada a la reproducción. El tiempo y la energía designados a la reproducción constituyen el **esfuerzo reproductivo** de un organismo.

Cuanto mayor es la cantidad de energía que gasta un organismo para la reproducción, menor es la cantidad que puede adjudicar al crecimiento y a la manutención. Por ejemplo, las hembras reproductoras del isópodo terrestre *Armadillium vulgare* tienen una menor tasa de crecimiento que las hembras no reproductoras.

Perfil de investigadores | Alexandra L. Basolo

Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad de Nebraska-Lincoln, Lincoln, Nebraska

Las características físicas rebuscadas y a menudo muy vistosas que exhiben los machos de muchas especies animales (coloración brillante, aletas o plumas sumamente largas) siempre fueron un dilema para la tradicional teoría de la selección natural. Dado que las hembras en el proceso de selección de pareja en general favorecen estos rasgos masculinos, la selección sexual (véase el Apartado 8.4) refuerza estas características. Sin embargo, la inversión masculina en estas características reduce la cantidad de energía disponible para otras actividades directamente relacionadas con la eficiencia individual, tales como la reproducción, el aprovisionamiento, las defensas, la habilidad para eludir a los depredadores, y el crecimiento. El papel del intercambio en la asignación de energía en la evolución de las características animales es el tema central de investigación de la ecóloga Alexandra Basolo, el cual está cambiando la forma en la que los ecólogos del comportamiento ven la evolución de la selección de pareja. Las investigaciones de Basolo se basan en pequeños peces de agua dulce del género *Xiphophorus* que habitan en América Central. Un grupo de especies de este género, el pez cola de espada, exhibe un dimorfismo sexual en la estructura de la aleta caudal. Los machos poseen un apéndice caudal alargado y colorido, llamado *espada* (Figura 1), el cual no se encuentra presente en las hembras. Este apéndice no demuestra ninguna función más allá de ser una señal visual para las hembras en el proceso de selección de pareja. Para comprobar la hipótesis de que esta característica es en parte consecuencia de la selección femenina (selección intersexual), Basolo llevó a cabo una serie de experimentos de laboratorio con el fin de determinar si las hembras demostraban alguna preferencia por la longitud de la espada de los machos. Su sujeto de estudio fue un cola de espada, *Xiphophorus hellerim*, que se observa en la Figura 1. En estos experimentos, a las hembras se les daba a elegir entre dos machos que diferían en la longitud de su espada. Se realizaron cinco pruebas con diferentes pares de machos. En cada par existía una variación en la longitud de la espada de cada macho. La preferencia por parte de las hembras fue medida contabilizando el tiempo que una hembra pasaba relacionándose con cada macho. El resultado de los experimentos reveló que las hembras preferían a los machos con espadas más largas. Cuanto mayor era la diferencia en el tamaño de la espada entre dos machos, mayor era la diferencia de tiempo que cada hembra estaba con ellos. Los resultados indican que la selección sexual por medio de la elección femenina influye en la eficiencia de los machos. El beneficio de poseer una espada larga es una mayor probabilidad de apareamiento. Pero, ¿cuál es el coste? La locomoción absorbe una gran parte de la cantidad de energía disponible del pez, y la aleta caudal alargada (la espada) del macho cola de espada puede influir en el coste energético del nado. La presencia de la espada aumenta la posibilidad de apareamiento (por medio de la elección femenina), pero puede afectar negativamente las actividades que involucran el nado. Para evaluar los costes asociados con la longitud de la espada, Basolo llevó a cabo una serie de experimentos utilizando otra especie de pez cola de espada, el Espada Montezuma (*X. montezumae*), que se encuentra en México. De la misma forma que el cola de espada, los machos tienen una aleta caudal asimétrica como resultado de una espada extendida, y la presencia de esta espada aumenta las posibilidades de apareamiento.

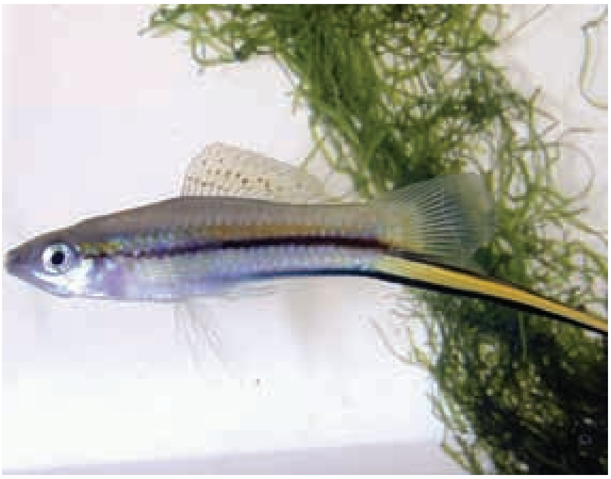


Figura 1 | El cola de espada, *Xiphophorus hellerim*. Los machos (véase la figura) poseen un apéndice alargado y colorido en la aleta caudal inferior (cola), denominado *espada*, el que funciona como un atractivo visual para atraer hembras durante el cortejo.

Los experimentos fueron diseñados para cuantificar los costes metabólicos de las aletas de espada durante dos tipos de nado; el nado de rutina y el nado de cortejo, en machos con y sin las aletas de espada. Los machos fueron elegidos de entre la población con longitudes promedio de aletas de espada. Se les cortó quirúrgicamente (se les extirpó) la aleta a algunos de estos machos. La comparación fue entonces hecha a partir de machos con y sin espadas tanto para el nado de rutina (sin presencia de hembras) como para el nado de cortejo (con presencia de hembras). El comportamiento masculino de cortejo involucra una serie de maniobras activas. El nado de rutina en los machos ocurre en ausencia de hembras, mientras que la presencia de hembras provoca un tipo de nado de cortejo. Basolo ubicó a los machos en

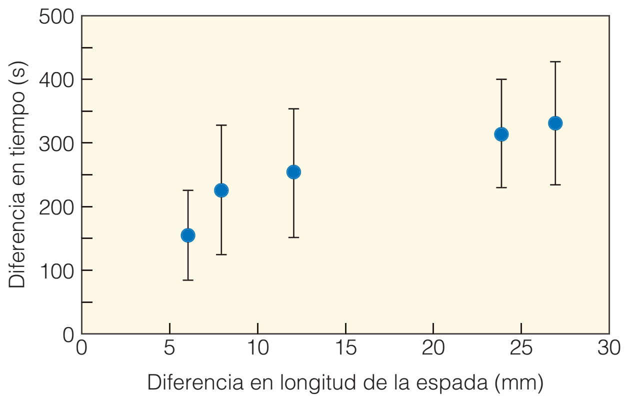


Figura 2 | Relación entre la diferencia en el largo de la espada entre los dos machos estudiados y la diferencia de tiempo que pasó la hembra con el macho que poseía la espada más larga. (Adaptado de Basolo 1990b.)

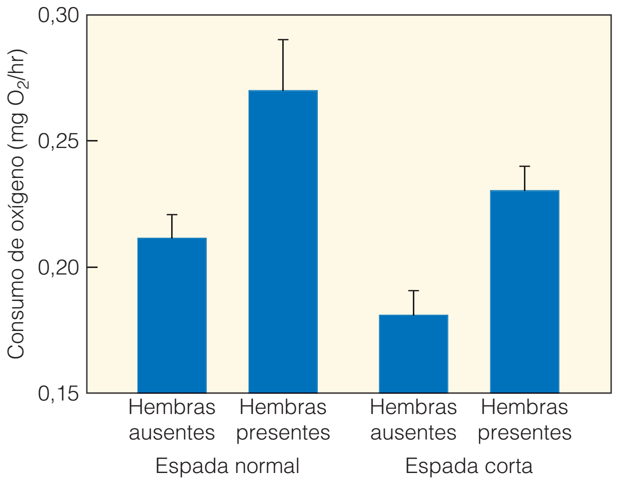


Figura 3 | El consumo promedio de oxígeno en machos con espadas intactas (normales) y acortadas (extirpadas) en ausencia y presencia de las hembras. Los resultados durante la ausencia de hembras representan el nado de rutina. Los resultados durante la presencia de hembras representan el nado de cortejo. (Adaptación de Basolo 2003.)

estudio dentro de una cámara respirométrica: una cámara de vidrio instrumentada para medir el contenido de oxígeno del agua en forma constante. En un ensayo en el que se encontraba presente una hembra, ésta fue suspendida en la cámara en un tubo de vidrio cilíndrico que tenía un sistema de agua separado. Durante cada ensayo, se tomó una muestra de agua de la cámara y se midió el contenido de oxígeno para determinar la frecuencia de la respiración. Un mayor consumo de oxígeno indica un coste metabólico mayor (frecuencia de la respiración).

Los resultados de los experimentos demuestran un significativo coste de energía asociado con el comportamiento de cortejo (Figura 3).

Se observó un 30% de incremento en el coste neto en ambos grupos (machos con y sin espadas), cuando las hembras se encontraban presentes, como resultado de un incremento en el comportamiento de cortejo. Sin embargo, el coste de energía para los machos con espadas fue significativamente más elevado que para los machos sin espadas, tanto para el comportamiento de nado de rutina como para el de cortejo (Figura 3). Por lo tanto, aunque la selección sexual a partir de la elección de las hembras favorece al de espadas largas, los machos con espadas más largar experimentan mayores costes metabólicos durante el nado, indicando que la selección sexual y la selección natural tienen efectos opuestos en la evolución de la espada.

El coste de una espada larga para los cola de espada se extiende más allá que la energía de nado. Otros estudios han demostrado que los machos más llamativos tienen más posibilidades de recibir un ataque de los depredadores que los individuos menos llamativos. De hecho, en las poblaciones de los cola de espada que se encuentran de manera simpátrica (conjunta) con peces depredadores, el largo promedio de la espada de los machos dentro de la población es significativamente más corta que en las poblaciones en las que no hay depredadores.

A pesar del coste, tanto de energía como de probabilidad de supervivencia, las aletas espada de los ejemplares cola de espada les confieren una ventaja en la adquisición de parejas que deben compensar los costes en términos de selección natural. ●

Bibliografía

Basolo, A. L. 1990a. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* 250:808-810.

Basolo, A. L. 1990b. Female preference for male sword length in the green swordtail, *Xiphophorus helleri. Animal Behaviour* 40:332-338.

Basolo, A. L., and G. Alcaraz. 2003. The turn of the sword: length increases male swimming costs in swordtails. *Proceedings of the Royal Society of London* 270:1631-1636.

1. En sus experimentos en los que examina los costes y los beneficios de las espadas en las aletas caudales de los peces macho, ¿pudo la profesora Basolo cuantificar diferencias en la eficiencia, en relación a estas características?
2. A menudo, la selección sexual favorece características que podrían reducir la probabilidad de supervivencia para el individuo. ¿No es esta idea contraria al concepto de selección natural presentado en el Capítulo 2?

Visite QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para realizar un análisis de regresión.

Las hembras no reproductoras destinan igual cantidad de energía para el crecimiento que la energía que las hembras reproductoras destinan al crecimiento y a la reproducción. De manera similar, existe una relación negativa entre el crecimiento anual y el tamaño de la cosecha de piñas del Pino de Oregón (*Pseudotsuga menziesii*) (Figura 8.2). Cuanto mayor es el número de piñas producido por el árbol, menor es el incremento de crecimiento radial. Los ciclos vitales representan compromisos entre objetivos en competencia. Al aumentar la asignación otorgada a la reproducción, el organismo (isópodo o Pino de Oregón) disminuye su crecimiento, lo que puede traer consecuencias en su capacidad para competir por recursos, sobrevivir o reproducirse en el futuro. La cantidad de energía que los organismos invierten en la reproducción varía. Las herbáceas perennes invierten entre un 15 y un 20 por ciento de la producción neta anual en la reproducción, e incluyen la propagación vegetativa. Las plantas silvestres anuales asignan entre el 15 y el 30 por ciento; la mayor parte de las cosechas de granos, entre el 25 y el 30 por ciento; y el trigo y la cebada, entre el 35 y el 40 por ciento. La lagartija *Lacerta vivipara* invierte entre el 7 y el 9 por ciento de su asimilación de energía anual en la reproducción. La salamandra de las Montañas Allegheny (*Desmognathus ochophaeus*), gasta el 48 por ciento de su flujo de energía anual en la reproducción. La inversión de un organismo en la reproducción incluye no sólo la producción de descendencia, sino también los costos de su cuidado y alimentación. Es esta inversión en reproducción la que finalmente determinará la eficiencia de un individuo (véase el Capítulo 2). La eficiencia de un individuo, sin embargo, no está definida por la cantidad de descendientes producidos a lo largo de su vida, sino por el número de descendientes que lograron sobrevivir y reproducirse. Factores tales como la forma en la que es asignada una cierta inversión en reproducción, el momento de reproducción, el número y tamaño de descendientes producidos, y el cuidado y defensa, van a interactuar en el contexto del ambiente a fin de determinar el retorno (véase Cuantificando la ecología 8.1: La interpretación de los compromisos).

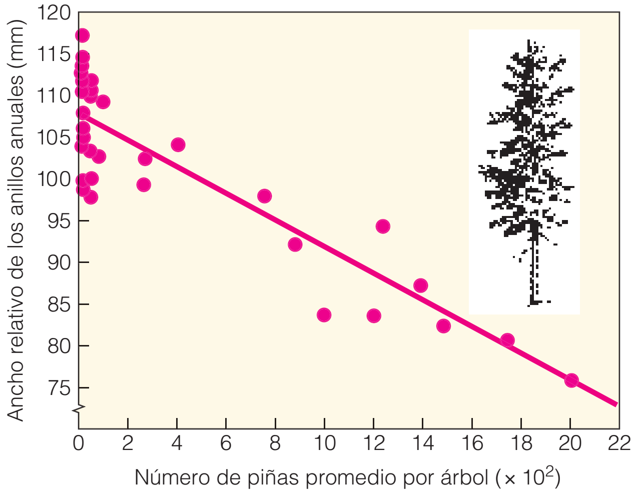


Figura 8.2 | El pino de Oregón (*Pseudotsuga menziesii*) demuestra una relación inversa entre la distribución para la reproducción (número de piñas producidas) y crecimiento anual (medido por crecimiento radial). (Adaptado de Eis 1965.)

8.7 | Las especies difieren en el tiempo de reproducción

¿Cómo debería un organismo invertir su energía en la reproducción a lo largo del tiempo? Una posibilidad consiste en invertir inicialmente toda la energía en el crecimiento, el desarrollo, y el almacenamiento de la energía, seguido por un esfuerzo reproductivo masivo, y la muerte. En esta estrategia, un organismo sacrifica sus perspectivas futuras al utilizar toda su energía en un acto suicida de reproducción. Este modo de reproducción se denomina **semelparidad.** La semelparidad es utilizada por la mayor parte de los insectos y otros invertebrados, así como por algunas especies de peces, particularmente el salmón, y por muchos vegetales. Es común entre las plantas anuales, las bienales y algunas especies de bambúes. Muchas plantas selmíparas, tales como la Ambrosía (*Ambrosia* spp.) son pequeñas, viven poco tiempo y se encuentran ubicadas en hábitats efímeros o perturbados. Para ellas, no tendría sentido intentar sobrevivir para luego reproducirse nuevamente, ya que las probabilidades de que esto suceda son pocas. Alcanzan su máxima eficiencia al utilizar toda su energía en un único ciclo reproductivo. Otros organismos que practican la semelparidad, sin embargo, tienen vidas más largas y demoran la reproducción. Las efímeras (*Ephemeroptera*) pueden incluso vivir varios años en forma de larvas antes de emerger a la superficie del agua para una vida adulta de algunos días, dedicada a la reproducción. Las cigarras periódicas viven entre 13 y 17 años bajo la tierra antes de emerger como adultas para llevar a cabo una única y extraordinaria exhibición de reproducción. Algunas especies de bambú tardan entre 100 y 120 años en florecer, producen una cosecha de semillas masiva, y luego mueren. Las espadas plateadas (*Argyroxiphium* spp.) viven entre 7 y 30 años antes de florecer y morir. En general, las especies que desarrollan la semelparidad deben aumentar su eficiencia lo suficientemente como para compensar la pérdida de la capacidad de reproducción repetida. Los organismos que producen menos crías por vez y pueden repetir la reproducción a lo largo de su vida se denominan **iteróparos.** Entre los organismos iteróparos se incluyen la mayor parte de los vertebrados, las plantas herbáceas perennes, los arbustos y los árboles. Para un organismo iteróparo, el problema es el momento de la reproducción: temprano, o más tarde en la vida.

Cualquiera sea la elección, incluye compromisos. La reproducción temprana implica menos crecimiento, madurez temprana, supervivencia reducida, y potencial reducido para la futura reproducción. La reproducción tardía implica un mayor crecimiento, madurez tardía, y una mayor supervivencia, pero también implica menor tiempo para la reproducción. De hecho, si un organismo debe realizar la máxima contribución a las generaciones futuras, debe equilibrar los beneficios de la reproducción inmediata con la perspectiva futura, incluso el coste de la fecundidad (la producción total de descendencia) y su propia supervivencia.

8.8 | La inversión parental depende del número y del tamaño de las crías

En teoría, una distribución de energía para la reproducción puede potencialmente producir o bien muchas crías de pequeño tamaño o pocas, pero más grandes. La cantidad de descendientes afecta a la inversión parental que cada uno recibe. Si el padre produce un gran número de crías, sólo podrá ofrecer una inversión mínima para cada uno. En estos casos, los animales no proporcionan cuidado parental, y los vegetales almacenan muy poco alimento en las semillas (Figura 8.3). Estos organismos generalmente habitan en lugares alterados y poco predecibles, o bien en lugares como el océano abierto, en donde las oportunidades de cuidado parental son escasas, en el mejor de los casos. Al dividir la energía para la reproducción entre el máximo de crías que sea posible, los padres aumentan las probabilidades de que alguna de ellas pueda establecerse en algún lugar y reproducirse en el futuro. Los padres que producen pocas crías se encuentran más capacitados para gastar más energía en cada una de ellas. La cantidad de energía variará con el número de crías, su tamaño y su madurez en el momento del nacimiento. Algunos organismos gastan menos energía durante la incubación. Las crías nacen o salen del cascarón completamente indefensas y requieren un cuidado parental considerable. Estos animales, como los ratones o el mirlo primavera *(Turdus migratorius)*, son **altriciales.** Otros organismos poseen tiempos de incubación o gestación mayores, por lo tanto las crías nacen en un estado avanzado de desarrollo. Se encuentran capacitados para moverse y buscar alimento al poco tiempo luego del nacimiento. Estas crías se denominan **precoces.** Como ejemplos, se pueden citar las aves gallináceas, tales como las gallinas y los pavos, y los mamíferos ungulados, tales como las vacas y los ciervos.

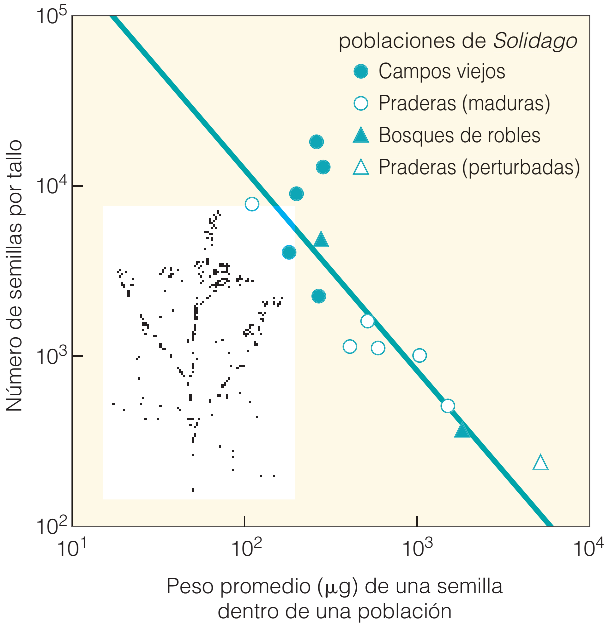


Figura 8.3 | Relación inversa entre el peso promedio de las semillas individuales y el número de semillas producido por tallo en la población de vara de oro silvestre (*Solidago*) en una variedad de hábitat. (Adaptado de Werner y Platt 1976.)

El grado de cuidado parental es muy variable. Algunas especies de peces, tales como el bacalao (*Gadus morhua*), depositan millones de huevos que flotan y se mueven empujados por la corriente en el océano sin ningún cuidado parental. Otras especies, como la perca, ponen cientos de huevos y les ofrecen algún grado de cuidado parental. Entre los anfibios, el cuidado parental es más frecuente en sapos tropicales y ranas, como también en algunas especies de salamandras. Entre los reptiles, los cocodrilos son una excepción. Ellos defienden el nido y a sus crías por un tiempo considerable. Los invertebrados demuestran cuidado parental en distintos grados. El pulpo, los crustáceos tales como la langosta, el cangrejo de río, y el camarón; y algunos anfípodos tales como el milpiés, empollan y defienden sus huevos. El cuidado parental se desarrolla mejor entre los insectos sociales: abejas, avispas, hormigas, y termitas. Los insectos sociales llevan a cabo todas las funciones del cuidado paternal, incluidas la alimentación, la defensa, el calentamiento y el enfriamiento, y la salubridad.

8.9 | La fecundidad depende de la edad y el tamaño

En muchas especies, el número de descendientes producidos varía con la edad y el tamaño de los padres. Muchos vegetales y animales ectotermos (de sangre fría: peces, reptiles, anfibios e invertebrados), no poseen un tamaño adulto característico. Estas especies pueden continuar con el crecimiento a lo largo de sus vidas adultas (aunque normalmente a una tasa relativa en disminución continua). Esta condición se denomina **crecimiento indeterminado.** Entre las plantas, las perennes retrasan la floración hasta que alcanzan un tamaño (y área de hoja) lo suficientemen-

Cuantificando la ecología 8.1 | *La interpretación de los compromisos*

La mayor parte de las características del ciclo vital tratadas en este capítulo suponen un compromiso, y la comprensión de la naturaleza de los compromisos supone también el análisis de los costes y beneficios para un rasgo en particular.

Uno de los compromisos del esfuerzo reproductivo analizados en el Apartado 8.6 incluye el número y el tamaño de la cría producida. El gráfico de la Figura 1, es similar al de la Figura 8.4, que muestra la relación de compromiso entre el tamaño de la semilla y el número de semillas producidas por planta. El ejemplo supone una asignación fija (100 unidades) y por lo tanto, el número de semillas producidas por planta disminuye cuando se incrementa el tamaño de la semilla.

Si nos basamos únicamente en esta información, parecerá que la mejor estrategia para aumentar el éxito de la productividad sería la producción de semillas pequeñas, para así aumentar el número de retoños producidos. Sin embargo, debemos considerar también cualquier beneficio del éxito reproductivo que podría variar como una función del tamaño de la semilla. Las reservas de energía y nutrientes que se asocian a la semilla de gran tamaño se han mostrado para aumentar las probabilidades de éxito del arraigo, especialmente los plantones de ambientes de recursos escasos (véase el ejemplo de la relación entre el tamaño de la semilla y la supervivencia de plantones protegidos de la luz en el Capítulo 6, Perfil de investigadores, Kaoru Kitajima). En la Figura 2 se señala la relación generalizada entre el tamaño de la semilla y la supervivencia de plantones en dos ambientes diferentes (húmedo y seco). En ambos ambientes, la supervivencia aumenta con el tamaño de la semilla; sin embargo, en los ambientes secos, la probabilidad de sobrevivir disminuye de manera dramática a medida que disminuye el tamaño de la semilla.

Al multiplicar el número de semillas producidas por la probabilidad de sobrevivir, podemos calcular el éxito reproductivo esperado (el número de retoños sobrevivientes por planta) para las plantas que producen semillas de un tamaño determinado tanto en ambientes húmedos como secos (Figura 3).

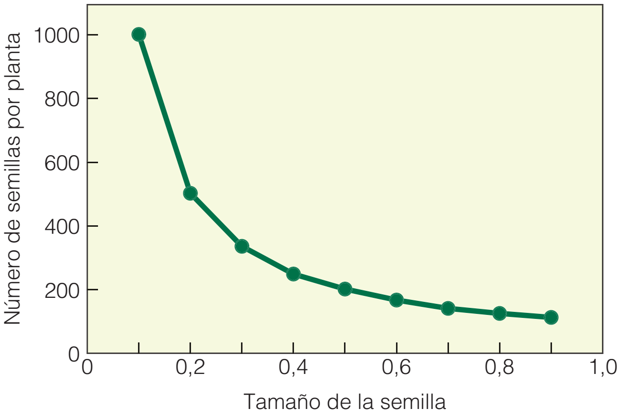


Figura 1

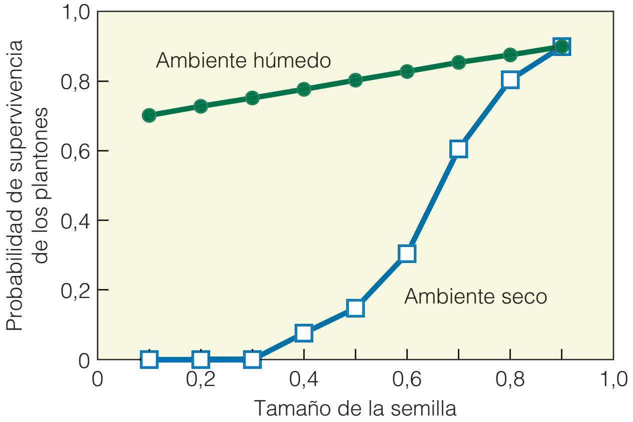


Figura 2

te grande como para soportar la producción de semillas. Muchas plantas bienales en ambientes pobres también tardan en florecer más allá de los 2 años de vida, hasta que las condiciones ambientales se vuelven más favorables. Las plantas anuales no muestran ninguna relación entre el tamaño de la hoja y el porcentaje de energía destinado a la reproducción; y como resultado, las diferencias de tamaño entre las plantas anuales resultan en diferencias en el número de semillas producidas. Las plantas pequeñas producen menor cantidad de semillas, aún cuando estas plantas contribuyen con la misma proporción de energía a la reproducción que las plantas más grandes. Existen patrones similares entre los animales poiquilotérmicos (de sangre fría). La producción de descendencia (fecundidad) en los peces aumenta con el tamaño, el cual aumenta con la edad. Dado que la fecundidad temprana reduce tanto el crecimiento actual como el éxito reproductivo posterior, los peces obtienen una ventaja selectiva al retrasar la madura-

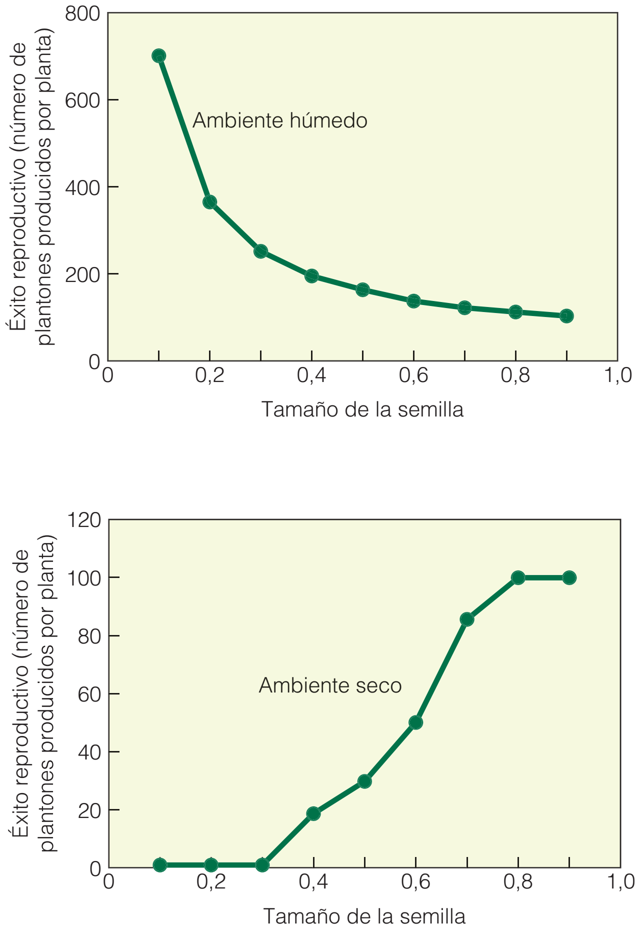


Figura 3

En los ambientes húmedos, donde todos los tamaños de semillas poseen posibilidades comparables de sobrevivir, la estrategia de producir muchas semillas pequeñas da como resultado la más alta eficiencia y el máximo éxito reproductivo. Por el contrario, la mayor probabilidad de supervivencia hace que la estrategia de producir semillas grandes tenga más éxito en ambientes secos, inclusive aunque se produzcan muchas menos semillas.

Interpretar los compromisos observados en las características del ciclo vital, como la citada anteriormente entre el tamaño de la semilla y el número de semillas producidas, requiere comprender cómo funcionan esos compromisos en el contexto ambiental (tanto biótico como abiótico) en la cual la especie habita. Tanto los costes como los beneficios de una característica pueden cambiar cuando las condiciones ambientales cambian. La diversidad de las características de los ciclos vitales que exhiben las especies es testimonio del hecho de que no hay una única y «mejor» solución para todas las condiciones ambientales.●

1. En el ejemplo indicado más arriba, la selección natural favorecería a las plantas que producen semillas pequeñas en ambientes húmedos y a las plantas que producen semillas grandes en ambientes secos, lo que da como resultado una diferencia de promedio entre el tamaño de las semillas de ambos ambientes. ¿Qué esperaría de un ambiente en el que la tasa de lluvias anuales es relativamente alta durante la mayoría de los años (húmedo) pero en el que las épocas de sequía (seco) que persisten durante varios años, son habituales?
2. Las semillas de especies tolerantes a la sombra son normalmente más grandes que aquellas especies intolerantes a la sombra. ¿Cómo refleja esta diferencia el compromiso en las características del ciclo vital en relación a la reproducción exitosa en los ambientes de Sol y sombra? Véase esta discusión de la tolerancia a la sombra en el Capítulo 6 y también en el Perfil de investigadores del mismo Capítulo.

ción sexual hasta que crecen en tamaño. El sábalo (*Dorosoma cepedianum*) que se reproduce a los 2 años de edad produce alrededor de 59.000 huevos. Aquellos que retrasan la reproducción hasta el tercer año, producen alrededor de 379.000 huevos. Entre los sábalos, sólo alrededor del 15 por ciento desovan a los 2 años de edad y alrededor del 80 por ciento lo hace a los 3 años. El número de huevos producidos por la tortuga boba (*Caretta caretta*) se encuentra limitado por la capacidad de almacenamiento de huevos de la hembra, el cual se encuentra relacionado con el tamaño del cuerpo. De forma similar, existe una relación positiva entre el tamaño del cuerpo y el número de crías producidas en los cangrejos de grandes pinzas (*Heterozius rohendifrons*) hembras que habitan en los ambientes costeros de Nueva Zelanda (Figura 8.4a). Existe una relación evidente entre el tamaño del cuerpo y la fecundidad en algunos animales endotérmicos (de sangre caliente). Las hembras más pesadas tienen más éxito en cuanto a reproducción, y una mayor parte de sus

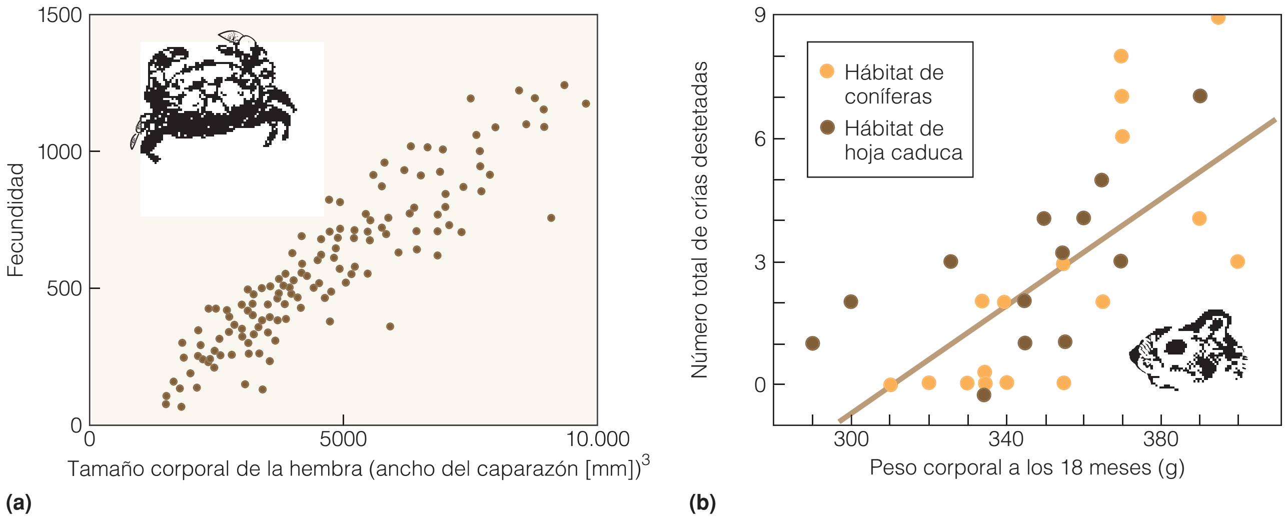


Figura 8.4 | **(a)** La producción anual de crías (fecundidad) en cangrejos de grandes pinzas hembra (nativos de Nueva Zelanda) aumenta con el tamaño corporal de la hembra (medido por el ancho del caparazón). (Adaptado de Jones 1978.) **(b)** El éxito reproductivo a lo largo de la vida de la ardilla roja europea se correlaciona con el peso corporal del primer invierno como adulto. (Adaptación de Wauters y Dhondf 1989.)

descendientes logran sobrevivir. Por ejemplo, el peso corporal de la ardilla roja europea (*Sciurus vulgaris*) en los bosques belgas tiene una fuerte relación con el éxito reproductivo a lo largo de su vida (Figura 8.4b). Muy pocas ardillas con un peso menor a 300 g logran reproducirse.

8.10 | El abastecimiento de alimentos afecta a la producción parental

Dentro de una región dada, la producción de descendientes puede reflejar la abundancia de alimento. En el caso de las especies con crecimiento indeterminado, la disponibilidad de alimento puede tener una influencia directa en el tamaño corporal y, por lo tanto, en el esfuerzo reproductivo (véase el Perfil de investigadores del Capítulo 7). En los ambientes en los cuales la disponibilidad de recursos alimenticios varía mucho a lo largo del tiempo, el número de descendientes que pueden ser producidos fisiológicamente durante algunos años puede ser mayor que el número de descendientes que pueden abastecerse. Bajo estas circunstancias será necesario reducir el número de crías. En muchas especies de aves, la incubación asincrónica y el **fratricidio,** la matanza de un hermano por parte de otro, funcionan como reductores de descendencia. En la incubación asincrónica, las crías tienen edades distintas. Los hermanos mayores piden alimento más enérgicamente, lo cual obliga a los agobiados padres a ignorar los pedidos de los hermanos más jóvenes y pequeños, quienes luego mueren. Por ejemplo, el mirlo común americano (*Quiscalus quiscula*) comienza la incubación antes de que la nidada completa de cinco huevos haya sido puesta. Los huevos puestos al final son más pesados, y los más jóvenes crecen rápido. Sin embargo, si el alimento escasea, los padres dejan de alimentar a los últimos descendientes debido al pedido más enérgico por parte de los hermanos más grandes y desarrollados. La cría que nació en último lugar muere por inanición. De esta forma, la incubación asincrónica favorece a las crías que nacen primero, lo que asegura la supervivencia de algunos de los hermanos bajo condiciones desfavorables. En otras situaciones, las crías mayores o más enérgicas simplemente matan a sus hermanos más débiles. Un número de aves, incluidos rapaces, garzas, garcetas, alcatraces, y págalos practican el fratricidio. Los padres normalmente ponen dos huevos, posiblemente para asegurarse contra la infertilidad de un solo huevo. El hermano más grande de los recién nacidos mata al hermano más pequeño y los padres otorgan todos los recursos al pollito que sobrevivió (Figura 8.5). Estas aves no están solas en cuanto a tendencias fratricidas. Las hembras de algunas avispas parásitas ponen dos o más huevos en un hospedador, y las larvas luchan entre sí hasta que sólo una sobrevive.

8.11 | El esfuerzo reproductivo puede variar con la latitud

Las aves de las regiones templadas tienen un mayor tamaño de puesta (cantidad de huevos producidos) que aquellas que se encuentran en los trópicos (Figura 8.6), y los mamíferos en las mayores latitudes tienen más descendencia que aquellos en latitudes menores. Las lagartijas demuestran

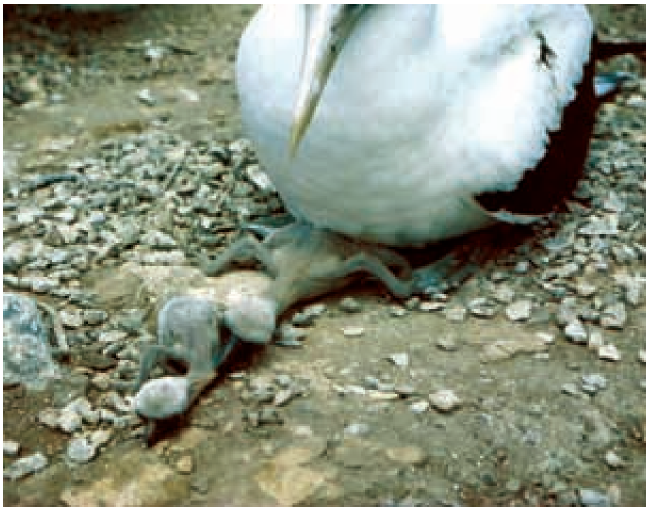


Figura 8.5 | Ejemplo de fratricidio en el piquero enmascarado, donde el más grande de las dos crías mata al hermano más pequeño. Los padres contribuyen ignorando la batalla.

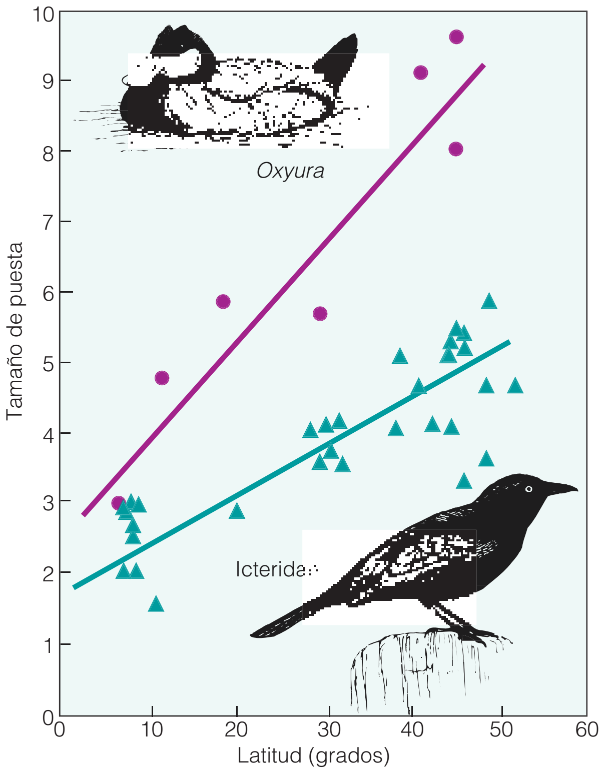


Figura 8.6 | Relación entre el tamaño de puesta y la latitud en las aves. Se encuentran representadas las subfamilias Icteridae (mirlos, oropéndolas, y alondras) en América del Norte y América del Sur y el género mundial *Oxyura* (malvasías) de la subfamilia Anatidae. (Adaptado de Cody 1966.)

un patrón similar. Aquellas que viven en latitudes menores tienen un menor tamaño de puesta, se reproducen a edades más tempranas, y experimentan una mayor mortalidad adulta que aquellas que viven en latitudes mayores. Los insectos también, como el escarabajo del algodoncillo (*Oncopeltus* spp.), demuestran un patrón latitudinal en el esfuerzo reproductivo. Los escarabajos del algodoncillo de las regiones templadas y tropicales tienen en común la duración de la etapa del huevo, la supervivencia del huevo, la tasa de desarrollo y la edad de maduración sexual. A pesar de que los tamaños de puesta son iguales, las especies de las regiones templadas realizan más puestas y por lo tanto ponen un mayor número de huevos. La producción total de huevos en las especies tropicales es de sólo el 60 por ciento del total puesto por las especies de climas templados. Los vegetales también siguen el principio general de asignación de recursos siguiendo una base longitudinal. Por ejemplo, tres especies de espadañas crecen en América del Norte y América Central. La espadaña común (*Typha latifolia*) crece en un amplio rango de climas, con una distribución que se extiende desde el Círculo Polar Ártico hasta el Ecuador. La espadaña de hoja estrecha (*T. angustifolia*) se encuentra limitada a las latitudes del norte. La espadaña sureña (*T. domingensis*) crece únicamente en las latitudes del sur. Estos tres tipos de espadañas demuestran un gradiente climático en la distribución de energía para la reproducción vegetativa (asexual). La *T. angustifolia* y las poblaciones norteñas de la *T. latifolia* crecen antes y más rápido que la *T. domingensis* y producen un número mayor de rizomas. Las poblaciones sureñas producen menor cantidad de rizomas pero más grandes. ¿Por qué razón ocurre este patrón de variación geográfica en la asignación reproductiva? David Lack, un ornitólogo inglés, propuso que el tamaño de puesta en las aves ha evolucionado para que se iguale el número máximo de crías que los padres podrían alimentar. De este modo, el tamaño de puesta es una adaptación del abastecimiento de alimentos. Las especies de climas templados, expresó, tienen mayor tamaño de puesta porque al ser mayor la duración del día durante la primavera, cuentan con más tiempo para el aprovisionamiento, y esto permite mantener una prole mayor. En los trópicos, donde la duración del día es de aproximadamente 12 horas, el tiempo para el aprovisionamiento es más limitado. Martin Cody, de la Universidad de California en Los Ángeles, modificó las ideas de Lack al proponer que el tamaño de puesta resulta de las distintas asignaciones de energía para la producción de huevos, la capacidad de evitar a los depredadores y la competencia. En las regiones templadas, las catástrofes climáticas locales periódicas (tal como inviernos muy duros o sequías en el verano) pueden mantener una población por debajo del nivel que los recursos podrían soportar. Los organismos responden con un mayor tamaño de puesta y una mayor tasa de incremento de la población. En las regiones tropicales, con climas predecibles y mayor probabilidad de supervivencia, no hay ninguna necesidad de producir una cantidad adicional de crías. Una tercera hipótesis, propuesta por N. Philip Ashmole de la Universidad de Edimburgo (Escocia), establece que el tamaño de puesta varía en proporción directa con las variaciones estacionales de los recursos, especialmente de alimentos. La densidad poblacional se encuentra regulada principalmente por la mortalidad en el invierno, cuando los recursos son escasos. La mayor mortalidad en invierno implica más alimento para los supervivientes durante la época de cría. Esta abundancia se ve reflejada en mayores tamaños de puesta. De este modo, tanto la variación geográfica en el tamaño promedio de puesta y como el tamaño de la población reproductiva se encuentran inversamente relacionados con el abastecimiento de alimentos en el invierno.

Aunque el rendimiento reproductivo entre organismos parece ser mayor en latitudes más altas, el número de especies comparables para las cuales existe información es muy pequeño como para confirmar cualquiera de estas hipótesis. Se requieren muchos más estudios realizados a través de una gradiente latitudinal.

8.12 | La selección del hábitat influye en el éxito reproductivo

El éxito reproductivo depende en gran parte de la elección del hábitat. Establecerse en un hábitat que no sea el óptimo puede dar como resultado el fracaso reproductivo. El proceso por el cual los organismos eligen activamente una ubicación específica para habitar se denomina **selección del hábitat**. Dada la importancia de la selección del hábitat para la eficiencia de los organismos, ¿de qué modo pueden ellos evaluar la calidad de la zona en la que se establecen? ¿Qué buscan en un lugar en el que vivirán? Estas cuestiones han interesado a los ecólogos durante muchos años. La comprensión de las relaciones entre la selección del hábitat, el éxito reproductivo y la dinámica de las poblaciones ha llegado a ser de especial importancia a la luz de la pérdida del hábitat para muchas especies, como resultado del impacto de la acción del hombre sobre el paisaje (véase el Capítulo 28).

La selección del hábitat se ha estudiado con más profundidad entre las aves, particularmente en aquellas especies que defienden los territorios para la reproducción (véase el Apartado 11.10). Los territorios pueden delimitarse, y las características de un hábitat pueden describirse y compararse con el ambiente circundante. De particular importancia resulta la posibilidad de comparar aquellas áreas que se eligen como hábitat con las áreas adyacentes que no son elegidas. Basándose en eso, una gran variedad de estudios que examinaron el proceso de selección del hábitat en las aves han demostrado una fuerte correlación entre la selección de un área como hábitat y las características estructurales de la vegetación. Estos estudios indican que la selección del hábitat probablemente implica un enfoque jerárquico. Las aves parecen evaluar inicialmente las características generales del paisaje: el tipo de terreno, la presencia de lagos, lagunas, arroyos y humedales, y los rasgos más evidentes de la vegetación como las praderas abiertas, las zonas de arbustos y el tipo y extensión de los bosques. Una vez delimitada el área más general, responden a características más específicas, como la configuración estructural de la vegetación, especialmente la presencia o ausencia de diferentes capas verticales, como arbustos, árboles pequeños, zona de copas altas y el grado de irregularidad. (Figura 8.7). Frances James, un ecólogo dedicado al estudio de las aves en la *Florida State University*, acuñó el término *niche gestalt* para describir el perfil de vegetación relacionado con el territorio de reproducción de una especie en particular.

Además de la estructura física de la vegetación, también son importantes las especies vegetales concretas presentes en el lugar. Ciertas especies vegetales pueden producir los alimentos preferidos, como determinadas semillas y frutos, o influir en el tipo y cantidad de insectos disponibles como presa para los pájaros insectívoros.

Las características estructurales de la vegetación que definen si una planta es apropiada para una especie en concreto pueden relacionarse con una variedad de necesidades específicas, como el alimento, albergue y lugar para anidar. La falta de ramas en las que pararse a cantar puede impedir que algunos pájaros colonicen un hábitat que de otro modo sería apto. Otro de los requisitos es hallar un lugar adecuado para anidar. Los animales necesitan el resguardo suficiente para protegerse a sí mismos y a las crías de los enemigos y las condiciones climáticas adversas. Los animales que anidan en las cavidades necesitan árboles muertos u otras estructuras adecuadas en las que puedan acceder a los huecos. En las áreas que no cuentan con estos sitios, las poblaciones de pájaros y ardillas pueden incrementarse de manera radical si se les proporcionan cajas para nidos y guaridas.

La selección del hábitat es una característica común en la conducta en una gran variedad de vertebrados, además de los pájaros; peces, anfibios, reptiles y mamíferos son algunos de los numerosos ejemplos. La culebra listada elegante (*Thamnophis elegans)* que vive a lo largo de las costas del territorio en el que habitan los pinos ponderosa y las artemisias del Nordeste de California, seleccionan las piedras de espesor intermedio (entre 20 y 30 cm.) y descartan las más delgadas y las más gruesas cuando eligen un lugar donde replegarse. El refugio bajo rocas menos voluminosas sería mortal debido al calor; debajo de las más grandes, les resultaría imposible calentarse en el rango de temperatura que prefiere su organismo (T_b, véase el Capítulo 7). Debajo de las rocas de espesor intermedio la culebra puede lograr y mantener la temperatura corporal que prefiere durante largos períodos. También los insectos buscan determinadas características para su hábitat. Thomas Whitman estudió la

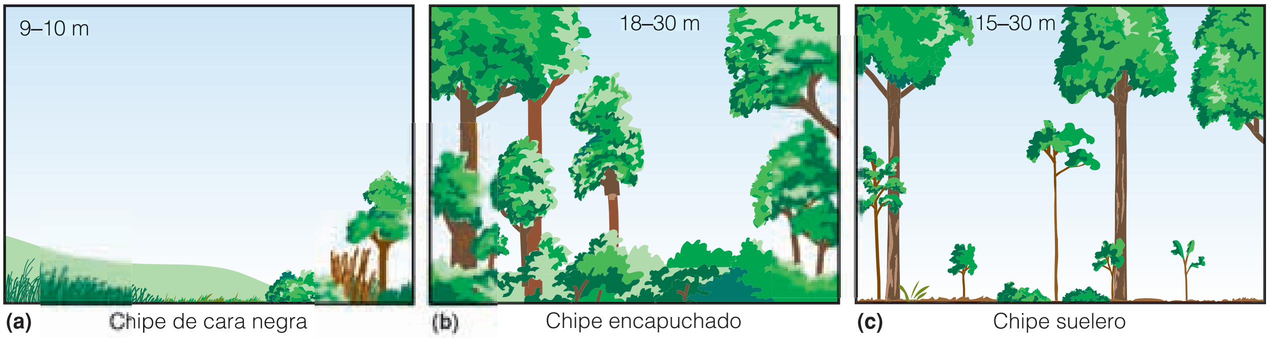


Figura 8.7 | La estructura de la vegetación que caracteriza el hábitat de tres chipes neotropicales. **(a)** Chipe de cara negra (*Geothlypis trichas*), un pájaro de los márgenes arbustivos del bosque y de campo de humedales y maleza. **(b)** Chipe encapuchado (*Wilsonia citrina*), un pájaro de bosques pequeños y abiertos. **(c)** Chipe suelero (Seiurus aurocapillus), un habitante de bosques de caducifolios o de bosques mixtos de caducifolios y coníferas con suelo forestal abierto. Los rótulos 9-10 m, 18-30 m, y 15-30 m refieren a la altura de la vegetación. (Adaptado de James 1971.)

selección del hábitat que realizan los pulgones formadores de agallas *Pemphigus* que viven como parásitos en el álamo de hoja estrecha (*Populus angustifolia*). Encontró que el pulgón selecciona las hojas más largas para colonizar y las diferencia las hojas más pequeñas. Además elige las mejores posiciones en la hoja. Al ocupar este hábitat particular, que proporciona la mejor fuente de alimento, produce individuos más eficientes.

Aunque un hábitat en concreto tenga las características adecuadas, puede suceder que no sea el elegido. La presencia o ausencia de otros de la misma especie puede influir en algunos individuos para elegir o evitar un sitio en particular. En las especies sociales, o que forman colonias, como las gaviotas argénteas (*Larus argentatus*), un individuo elegirá un lugar si otros de la misma especie ya están allí. Por otro lado, la presencia de depredadores y la actividad del hombre pueden desalentar a algunas especies a ocupar un lugar que de otro modo sería adecuado (véase el Apartado 14.8).

La mayor parte de las especies posee cierta flexibilidad para la selección de su hábitat. De otro modo, estos animales no se establecerían en lo que a nosotros nos parece un ambiente menos adecuado, ni colonizarían nuevos hábitats. Con frecuencia algunos animales están obligados a realizar este tipo de elección. Los hábitats disponibles varían desde óptimos a marginales; los habitat óptimos, como una buena ubicación en un concierto, se ocupan rápidamente. Los marginales se ocupan posteriormente, y los individuos que se retrasan o los que no son dominantes obtienen los hábitats más pobres, en los que tienen pocas probabilidades de reproducirse con éxito.

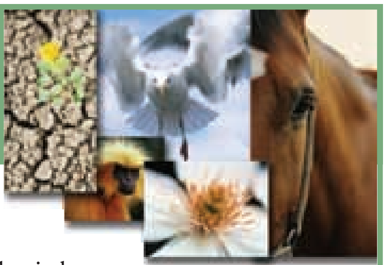
¿Las plantas seleccionan su hábitat? Y si es así ¿de qué modo? Los vegetales no pueden levantarse ni moverse para encontrar un lugar adecuado. Las plantas, como los animales, se desarrollan mejor en cierto tipo de ambientes, caracterizados por la presencia de determinados factores ambientales como la luz, la humedad, los nutrientes y la presencia de herbívoros. El único recurso que tienen para la selección del hábitat es la evolución de las estrategias de propagación que intervienen en la probabilidad de que una semilla llegue a un lugar adecuado para la germinación y que logre la supervivencia de la planta que brota. La selección del hábitat incluye la capacidad de las plantas para propagarse con la ayuda de agentes como el viento, el agua o los animales hacia las parcelas preferidas, las que con frecuencia incluyen también algún factor de riesgo.

8.13 | Las condiciones ambientales influyen en la evolución de las características del ciclo vital

Las características de la historia vital que exhibe una especie son producto de la evolución y deben reflejar las adaptaciones a las condiciones medioambientales preponderantes bajo las que se produce la selección natural (véase Cuestiones de ecología: el ciclo vital del maíz: historia de una selección no natural) Si este es el caso, ¿las especies que habitan en ambientes similares exhiben patrones similares en las características de su historia vital? Las características de la historia vital ¿muestran patrones relacionados con los hábitats que ocupan las especies?

Una forma de clasificar los ambientes (o hábitats de las especies) se relaciona con su variabilidad en el tiempo. Podemos prever dos tipos de hábitat opuestos: (1) los que son variables en el tiempo, o de vida corta y (2) los que son relativamente estables (de vida larga y constantes), con pocas fluctuaciones ambientales aleatorias. Los ecólogos Robert MacArthur de la Universidad de Pensilvania, E. O. Wilson de la Universidad de Harvard y, posteriormente,

Cuestiones de ecología | El ciclo del maíz: una historia de selección no natural



El maíz es uno de los cultivos alimenticios más importantes del mundo y tal vez una de las especies vegetales más reconocidas de la Tierra. La actual producción mundial anual se aproxima a las 600 millones de toneladas métricas o alrededor de 100 kg para cada persona del planeta. Sin embargo, la planta de maíz que conocemos actualmente ha sufrido una increíble transformación desde su forma antigua, una transformación que supone la alteración de las características de ciclo vital a través del cultivo selectivo, un proceso guiado por la evolución humana.

El maíz, o choclo como se lo llama en muchas partes del mundo, es una planta aclimatada de América. Junto a muchas otras plantas indígenas como las judías, calabazas, melones y tabaco, los colonizadores europeos de América adoptaron rápidamente el cultivo del maíz y junto a otras especies de cultivo desarrolladas por los americanos nativos se extendió rápidamente por todo el mundo, lo que alteró la naturaleza de la agricultura mundial. La planta original de maíz que encontraron los colonizadores, sin embargo, tiene una larga historia de transformaciones. El maíz se desarrolló hace unos 7.000 años a partir del teosinte, una hierba salvaje que crece en América Central (Sur de Méjico). El teosinte es un grupo de grandes hierbas de América Central y América del Sur del género *Zea*. Hay cinco especies reconocidas de teosinte entre las que se incluye el *zea mays* a partir del cual se ha desarrollado el maíz. Los granos ancestrales del teosinte eran, aparentemente, muy diferentes al choclo de hoy. Esos granos eran pequeños y no estaban pegados los unos a los otros como los granos de la espiga farfollada del maíz de hoy.

Por su recolección y su cultivo sistemáticos esas plantas que mejor se adaptan para el consumo humano, los americanos nativos alentaron el cultivo de espigas o mazorcas de esas primeras plantas de maíz.

Las primeras espigas de maíz eran de unas pocas pulgadas de largo y poseían sólo ocho hileras de granos. La longitud de la mazorca y el tamaño de los primeros maíces aumentaron durante varios miles de años, lo que hizo crecer el rendimiento de cada cultivo. Esta trasformación supuso un importante cambio en la distribución del patrón de recursos (carbono y otros nutrientes). El criterio más importante para la selección de plantas para cultivo fue la asignación cada vez mayor de recursos a aquellas partes de la planta utilizadas como alimento. En el caso del maíz, esto se tradujo en un incremento de la distribución de recursos hacia la reproducción, la producción de semillas. Al cultivar selectivamente las plantas que asignaban la mayor cantidad de recursos a la producción de semillas, los seres humanos han alterado el ciclo de vida de estas especies para saciar las necesidades alimenticias. El incremento en la asignación a la reproducción se realiza a expensas de la dedicada a la producción de otras estructuras, principalmente a las raíces. El sistema de raíces bien desarrollado y característico de hierbas permitieron la captación de agua en las regiones de lluvias limitadas donde estas especies crecieron de manera natural. Las variedades modernas de maíz a menudo deben regarse para compensar su reducida capacidad para tolerar periodos de baja humedad del suelo. Para evitar la necesidad de riego, se han desarrollado variedades específicas para las regiones en las que la humedad del suelo está reducida en verano. Estas variedades crecen y maduran más rápidamente y evitan el estrés de la sequedad asociado con el final del verano.

Los ancestros originales del maíz moderno pueden aún hoy encontrarse en América Central, pero virtualmente todas las poblaciones de teosinte están amenazadas o en vías de extinción.

El gobierno mexicano ha tomado medidas en los últimos años para proteger a las poblaciones salvajes de teosintes, y actualmente existe una larga lista de científicos interesados en la utilización de poblaciones salvajes para el desarrollo futuro del maíz aclimatado, e inclusive en concederle a los cultivos de maíz las características beneficiosas del teosinte, como la resistencia a los insectos y el perennialismo. ●

1. ¿Podría pensar en otro ejemplo en el que el ciclo vital de una planta o especie animal haya sido manipulada activamente para propósitos humanos? ¿Qué características han sido manipuladas?
2. ¿Podría pensar en alguna característica del ciclo vital humano que haya sido alterado por el desarrollo de la tecnología o de la cultura moderna? Piense en el ciclo vital en el más amplio sentido para incluir factores culturales y de comportamiento que influyan en los patrones vitales de crecimiento, desarrollo y reproducción.

E. Pianka de la Universidad de Texas utilizaron esta dicotomía para desarrollar el concepto de selección *r* y selección *K*.

La teoría de la selección r y la selección K pronostica que las especies que se adaptan a estos dos ambientes diferentes diferirán en las características de su ciclo vital como el tamaño, fecundidad, edad en la que se reproducen por primera vez, número de acontecimientos reproductivos a lo largo de su vida y extensión del tiempo de vida. Las especies conocidas popularmente como **estrategas de la r** son típicamente de vida corta. Tienen una tasa reproductiva elevada en una baja densidad de población, rápido desarrollo, tamaño corporal pequeño, un gran número de crías (pero con poca supervivencia) y proporcionan mínimos cuidados parentales. Ellos utilizan hábitat transitorios. Muchos viven en ambientes inestables o impredecibles que pueden causar una mortalidad de proporciones catastróficas, independientemente de la densidad de la población. Para estas especies, los recursos medioambientales rara vez son un factor restrictivo. Pueden aprovecharse de situaciones no competitivas. Algunos estrategas de la r, como las malezas, pueden dispersarse ampliamente, son buenos colonizadores y responden rápidamente a las alteraciones.

Los **estrategas de la K** son especies competitivas con poblaciones estables de individuos de vida larga. Tienen una tasa de crecimiento más lenta en poblaciones pequeñas, pero mantienen esa tasa de crecimiento en grandes densidades. Los estrategas de la K pueden enfrentar presiones físicas y bióticas. La reproducción es tanto demorada como repetida y tienen un tamaño corporal más grande y un desarrollo más lento. Producen pocas semillas, huevos o crías. Entre los animales, los progenitores cuidan de sus crías; entre las plantas, las semillas poseen alimento almacenado que le brinda a los brotes la suficiente fortaleza en sus inicios. La mortalidad de los estrategas de la K se relaciona más con la densidad que con condiciones medioambientales impredecibles. Son especialistas, eficaces usuarios de un ambiente particular, pero sus poblaciones tienen capacidad de carga y su crecimiento está limitado por la capacidad de recursos. Estas cualidades, combinadas con su falta de medios para una dispersión extensa, hace de los estrategas K pobres colonizadores de hábitat nuevos y desocupados.

Los términos *r* y *K* que se utilizan para caracterizar estas dos contrastantes estrategias se relacionan con los parámetros del modelo logístico de crecimiento de la población que presentaremos más adelante, en el Capítulo 10, donde *r* es la tasa de crecimiento per cápita y *K* es la capacidad de carga (el tamaño máximo que una población puede sustentar). Utilizar la clasificación de estrategias *r* y *K* para comparar especies tiene un valor limitado. Por ejemplo, la correlación entre el tamaño corporal, el índice metabólico y la longevidad en los organismos de sangre caliente (véase el Capítulo 7) da como resultado especies de tamaño corporal pequeño que generalmente son clasificadas como especies r y aquellas de gran tamaño corporal como especies *K*.

El concepto de especie r y especie *K* es más útil para comparar organismos del mismo tipo. La salamandra moteada (*Ambystoma maculatum*) y la salamandra de dorso encarnado (*Plethodon cinereus*) que se encuentran en la

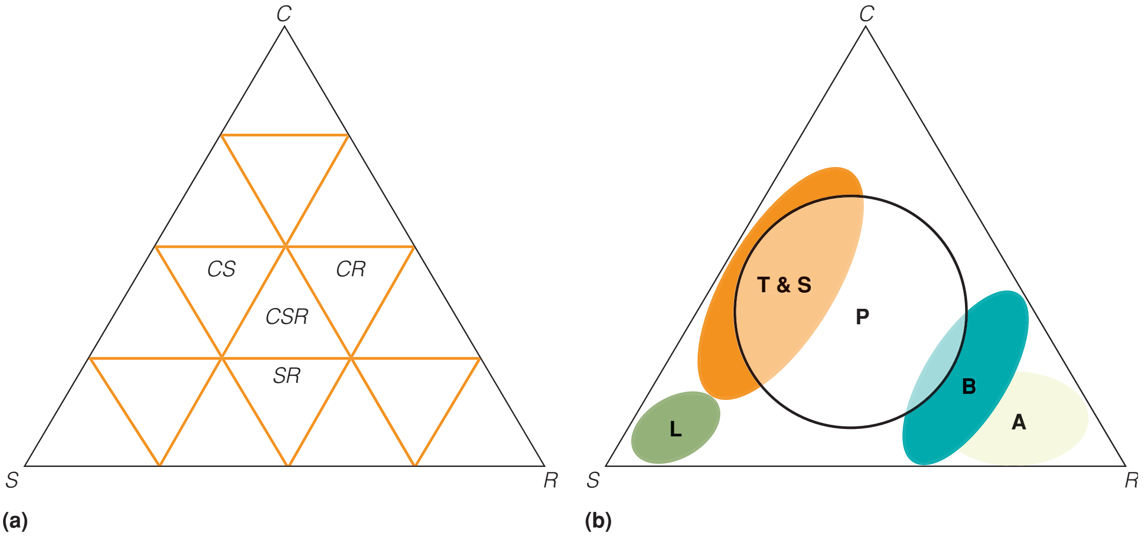


Figura 8.8 | El modelo de Grime de la variación del ciclo vital en plantas está basado en tres estrategias primarias: ruderales (R), competitivas (C) y de tolerancia al estrés (S). **(a)** Estas estrategias primarias definen los tres puntos del triángulo. Las estrategias intermedias están definidas por las combinaciones de esas tres (p. ej. CS, CR, CSR y SR). **(b)** Las evaluaciones de Grime de las estrategias del ciclo vital de la mayoría de los árboles y arbustos (T y S), líquenes (L), hierbas bianuales (B), hierbas perennes (P), y hierbas anuales (A). (Adaptado de Grime 1977.)

región occidental de Norteamérica son un ejemplo de estrategias de ciclos vitales opuestas.

La salamandra moteada, una estratega *r*, puede hallarse debajo de troncos y montones de hojas húmedas en los hábitats de los bosques caducifolios. Durante el mes de febrero, los individuos emigran a lagunas y otros pequeños espejos de agua para reproducirse. Después del apareamiento, las hembras depositan hasta 250 huevos en grandes masas gelatinosas compactas que se adhieren en racimos por debajo de la superficie del agua. Después del apareamiento, los adultos abandonan el agua y no proporcionan cuidados a los huevos ni a las crías. Por el contrario, la salamandra de dorso encarnado, un estratega *K*, ocupa hábitat similares en los bosques caducifolios de coníferas. Tras el apareamiento, las hembras depositan entre 4 y 10 huevos en un racimo dentro de las grietas de los troncos o muñones en descomposición. Luego las hembras se acurrucan alrededor del racimo de huevos, y los vigilan hasta que nacen las larvas.

El ecólogo J. Phillip Grime, de Sheffield, Inglaterra, dedicado al estudio de las plantas, utilizó un enfoque similar al de MacArthur y Wilson para desarrollar una clasificación del ciclo vital de los vegetales basada en tres estrategias principales (*R*, *C* y *S*) que relacionan la adaptación de las plantas a los diferentes hábitats (Figura 8.8). Las especies que exhiben la estrategia *R* o estrategia ruderal, colonizan rápidamente sitios problemáticos pero son de estatura pequeña y de vida corta. La distribución de recursos está destinada principalmente a la reproducción, y presentan características que les permiten una amplia dispersión de semillas a nuevos sitios problemáticos. Los hábitats predecibles con abundantes recursos favorecen a las especies que distribuyen recursos para el desarrollo y que favorecen la adquisición de recursos y la capacidad de competencia (especies *C*). Los hábitats con recursos limitados, favorecen las especies tolerantes al estrés (especies S) que distribuyen recursos para el mantenimiento. Estos tres tipos de estrategias constituyen el punto final de un sistema de clasificación triangular, que permite estrategias intermedias y depende de factores medioambientales como la disponibilidad de los recursos y la frecuencia de las alteraciones.

Resumen

Reproducción sexual y asexual (8.1)

La eficiencia es la capacidad de un organismo para dejar descendencia que a su vez pueda reproducirse. Los organismos que contribuyen con más descendientes para la próxima generación son los más eficientes. La reproducción puede ser sexual o asexual. La reproducción asexual, o clonación, da como resultado un nuevo individuo que es genéticamente el mismo que su progenitor. La reproducción sexual une un óvulo y un espermatozoide y forma una célula diploide o cigoto. La reproducción sexual produce variabilidad genética entre los descendientes.

Formas de reproducción sexual (8.2)

La reproducción sexual puede ser de diferentes formas. Las plantas con ejemplares masculinos y femeninos separados se denominan dioicas. Un organismo que tiene tanto órganos sexuales masculinos como femeninos es hermafrodita. Las plantas hermafroditas tienen flores bisexuales o, si son monoicas, flores masculinas y femeninas separadas en el mismo ejemplar. Algunas plantas y animales pueden cambiar su sexo.

Sistemas de apareamiento (8.3)

Entre los sistemas de apareamiento se incluyen dos tipos básicos: la monogamia y la poligamia. En la poliginia, el macho consigue más de una hembra; en la poliandria, la hembra tiene más de un macho. El potencial de apareamiento y selección sexual competitivos es mayor en la poligamia que en la monogamia.

Selección sexual (8.4)

La selección del apareamiento adecuado es fundamental si un organismo va a contribuir a la generación siguiente. Un componente importante para la estrategia de apareamiento es la selección sexual. En general, los machos compiten con otros machos por la oportunidad de aparearse con las hembras, pero finalmente las hembras son las que eligen. La selección sexual favorece los rasgos que aumentan el éxito del apareamiento, aún si estos representan la desventaja de hacer a los machos más vulnerables a la depredación. La competencia entre machos es una selección intrasexual, mientras que la selección intersexual incluye la atracción diferencial entre individuos de un sexo con respecto al otro. Al elegir los mejores machos, las hembras aseguran su propia eficiencia.

La energía invertida en la reproducción (8.6)

La cantidad de tiempo y energía que los progenitores invierten en la reproducción se denomina esfuerzo reproductivo.

El momento de la reproducción (8.7)

Para potenciar al máximo su eficiencia, un organismo debe equilibrar el esfuerzo reproductivo inmediato con las posibilidades futuras. Una alternativa, la semelparidad, es invertir el máximo de energía en un único esfuerzo reproductivo. La otra alternativa, la iteroparidad, es asignar menos energía cada vez a repetidos esfuerzos reproductivos.

Número y tamaño de la descendencia (8.8)

Los organismos que producen un gran número de descendientes tienen una inversión mínima en cada uno de ellos. Pueden permitirse traer una gran cantidad de individuos al mundo, con la probabilidad de que pocos sobrevivan. Al hacerlo de ese modo, aumentan la eficiencia de los descendientes. Los organismos que producen menos descendencia invierten considerablemente más en cada uno. Tales organismos aumentan la eficiencia de los descendientes a expensas de la eficiencia de los progenitores.

Edad y tamaño (8.9)

Existe una relación directa entre el tamaño y la fecundidad entre los vegetales y los ectodermos. Cuanto más grande es el tamaño, más descendencia se produce. En ambos grupos, endodermos y ectotermos, las hembras más fuertes son las que más éxito tienen en producir un número mayor de descendientes.

Abastecimiento de alimentos (8.10)

La producción de descendientes generalmente refleja la disponibilidad de alimentos. En épocas de escasez, los progenitores pueden fracasar en la alimentación de algunos de sus descendientes. En otras situaciones, los descendientes más vigorosos matan a sus hermanos más débiles.

Variación latitudinal (8.11)

En general, el tamaño de la puesta y de la hojarasca se incrementa desde los trópicos hacia los polos. Este gradiente puede ser consecuencia de la duración del día, lo que influye en el tiempo de búsqueda, o del clima más estable en los trópicos.

Selección del hábitat (8.12)

El éxito reproductivo depende en gran medida de la elección del hábitat. Esta selección es una característica genética y en parte depende del comportamiento. La mayoría de los estudios de selección del hábitat se han centrado en los pájaros que defienden los territorios reproductivos. Los resultados indican que la selección del hábitat incluye un abordaje jerárquico, cuya elección inicial se basa en las características generales del paisaje; dentro de esta área, los individuos responden a características específicas de la vegetación o el hábitat.

Influencias ambientales (8.13)

Los organismos que viven en ambientes variables o efímeros, o aquellos que enfrentan graves problemas de depredación producen numerosos descendientes, asegurándose que algunos de ellos sobrevivirán. Un gran número de descendientes es característico de las plantas anuales, los mamíferos de vida corta, los insectos y las especies semelparas.

Tener pocos descendientes es característico de las especies de vida larga. Las especies iteroparas pueden ajustar el número de descendientes en respuesta a las condiciones ambientales y a la disponibilidad de recursos.

Preguntas de estudio

1. ¿Por qué podríamos esperar que la reproducción sexual sea una ventaja en un ambiente variable?
2. Compare las plantas dioicas, monoicas y hermafroditismo.
3. ¿Cuáles son algunas de las ventajas del hermafroditismo?
4. Diferencie entre monogamia, poligamia, poliginia y poliandria.
5. ¿Por qué la monogamia es más frecuente entre los pájaros que entre los mamíferos?
6. ¿De qué manera la preferencia de una hembra por una característica del macho (selección sexual) tal como el color o el tamaño corporal hace que la selección pueda ser contraria a la selección natural?
7. Compare la selección intrasexual y la selección intersexual.
8. Analice el compromiso en el número de descendientes producidos y el grado de cuidado parental.
9. ¿Cuáles son las condiciones que favorecen la semelparidad frente a la iteroparidad?
10. En una determinada ubicación para la reproducción hay un compromiso entre el número y el tamaño de los descendientes producidos (véase la Figura 8.10). ¿Qué tipo de ambiente favorecería a las especies vegetales que utilizan la estrategia de producir muchas semillas pequeñas más que pocas y grandes?
11. ¿Cuál es la diferencia entre los organismos seleccionados por r y los individuos seleccionados por *K*.

Bibliografía adicional

Alcock, J. 2001. *Animal behavior: An evolutionary approach.* 7th ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Este texto cubre de manera excelente los temas tratados en este capítulo. Es una buena referencia para los estudiantes interesados en temas específicos relacionados con la ecología del comportamiento

Andersson, M.,y Y. Iwasa. 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 11:53-58.

Una revisión excelente y especializada de la selección sexual.

Buss, D. M. 1994. The strategies of human mating. *American Scientist* 82:238-249.

Este artículo, una aplicación de la teoría de la selección sexual a los seres humanos, es una lectura entretenida para los estudiantes. Explora el interrogante que plantea si la selección del macho por parte de las hembras ha influido en las características masculinas en los seres humanos.

Krebs, J. R., y N. D. Davies. 1993. *An introduction to behavioral ecology.* 3rd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Este texto ofrece un análisis extenso de los temas relacionados con el comportamiento que se analizan en este capítulo.

Policansky, D. 1982. Sex change in plants and animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:471-495.

Un artículo de revisión que explora la variedad de ejemplos tanto en plantas como en animales, de aquellos individuos que cambian de sexo en el curso de su existencia. Explora nuestra comprensión de los impulsos que ocasionan el cambio y los mecanismos por medio de los cuales este cambio se produce.

Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories.* Oxford: Oxford Univ. Press.

Este libro explora la relación entre la selección natural y los ciclos vitales. Es un excelente trabajo que ilustra de qué modo, tanto los factores bióticos como los abióticos interactúan para influir en la evolución de las características específicas del ciclo vital.

Cuarta parte | Poblaciones

Capítulo 9 Propiedades de las poblaciones P. 196
Capítulo 10 Crecimiento poblacional P. 215
Capítulo 11 Regulación intraespecífica de la población P. 235
Capítulo 12 Metapoblaciones P. 255

El río Copper, en el sudeste de Alaska, se origina en el glaciar Copper, sobre el Monte Wrangell, en lo que es ahora el Parque Nacional Wrangell San Elías. Desde su cabecera en el glaciar Copper, el río recorre 300 millas hacia el Oeste y baja unos 3.600 pies a través de las tierras vírgenes de Alaska antes de llegar al golfo de Alaska. En su viaje de 300 millas hacia el océano, atraviesa 12 grandes glaciares, cada uno de los cuales ayuda a aumentar el volumen del agua y la cantidad de sedimentos que le dan al río Copper su color gris opaco característico. Su color puede evocar lo anodino, pero cada primavera, el río Copper toma vida con millones de salmones real *(Oncorhynchus tshawytscha)* que vienen desde el golfo de Alaska y pasan por la desembocadura del río para luego dirigirse río arriba donde se reproducen.

El salmón deja de comer una vez que entra en agua dulce para reproducirse. Su cuerpo se oscurece y pierde su color plateado brillante. Su condición se deteriora en la batalla contra la corriente. La notable abundancia en las aguas y el debilitamiento convierten al salmón real en presa fácil de predadores, como el oso pardo de Alaska y el águila calva, y la mayoría muere antes de realizar su cometido. Para los que sobreviven, su camino continúa hacia la cabecera y los arroyos que alimentan el río en su curso. Cuando llegan, la hembra elige un lugar, utiliza su cola para cavar un nido (llamado *nido de grava*) y deposita entre 500 y 1.200 huevos, que luego son fertilizados por uno o más machos. Una semana después, los adultos mueren.

El ciclo de vida del salmón real comienza cuando las crías salen de los nidos de grava. Éstas viven en agua dulce durante un periodo de hasta un año antes de dirigirse río abajo hacia las aguas de la costa. En el mar, el salmón se mueve y atraviesa miles de millas mientras madura. De 2 a 5 años después, los adultos regresan al río Copper, y el ciclo vuelve a comenzar.

Durante miles de años, este ciclo se ha repetido y la población del salmón real en el río Copper ha perdurado. Si, en promedio, cada individuo que desova tiene éxito en la producción de una cría que, de igual modo, sobrevive para reproducirse exitosamente, la población perdura. La dinámica de la población del río Copper depende de varios factores que influyen en los patrones de supervivencia sobre el ciclo de vida del salmón real, como la abundancia de comida y las condiciones ambientales del río y los arroyos que albergan a las crías y en los océanos abiertos, hogar de los adultos. De la misma manera, las condiciones ambientales influyen en el éxito reproductivo. En los años más cálidos y secos de lo habitual, los arroyos y afluentes pueden volverse tan poco profundos que el acceso a las zonas de desove se vuelve muy restringido, por lo que se reduce la reproducción.

Esta historia se repite a lo largo de la línea costera del Noroeste del Pacífico. Solamente en Alaska, el salmón real regresa a los ríos Yukón, Kuskokwin, Nushagak, Susitna, Kenai, Alsek, Taku y Stikine, como también a incontables arroyos pequeños que fluyen hacia la costa. Dado que el salmón regresa en la madurez a sus cursos de agua originales para desovar, la gran población que habita las aguas del Océano Pacífico del Norte es, en realidad, un conjunto de poblaciones locales, cada una de las cuales es genéticamente única. Los individuos regresan a los lugares específicos de los arroyos en los que nacieron y así se reproducen en subpoblaciones específicas. La dinámica de la población costera más numerosa, demográfica y genética, es por lo tanto, producto de la dinámica colectiva de estas poblaciones reproductivas locales.

El relato sobre el salmón real es único para esta especie; un producto de las características de su ciclo de vida (véase el Capítulo 8). Sin embargo, la historia del salmón real pone de manifiesto un concepto mucho más amplio del proceso que gobierna la dinámica de las poblaciones. Para cada individuo, el nacimiento y la muerte son acontecimientos separados, pero para la población, el nacimiento y la muerte son propiedades colectivas y son estas propiedades colectivas las que dirigen la dinámica de la población a lo largo del tiempo. Los individuos nacen y mueren, y la población es una entidad en constante cambio. Si el número de individuos que nacen excede el número de los que mueren, el tamaño de la población aumenta. Si se da la situación inversa (nacimientos < muertes), el tamaño de la población se reduce.

Varios factores pueden tener influencia sobre el éxito de la supervivencia y de la reproducción de los individuos. El efecto global de estos factores es regular el crecimiento de la población. Finalmente, la totalidad de todos los grupos de salmones reales en el Noroeste del Pacífico no forman una población homogénea que se reproduce entre sí. En realidad, la población regional más grande consiste en una unión de poblaciones locales que se conectan por el intercambio ocasional de individuos. Por lo tanto, la población regional está dirigida por procesos que operan en dos escalas espaciales: la dinámica de las poblaciones locales y la dinámica del conjunto de poblaciones locales. Más adelante, analizaremos estos conceptos básicos, puesto que se relacionan con la dinámica de las poblaciones naturales. También analizaremos las propiedades que caracterizan al grupo de individuos que define la población; la manera en que las propiedades colectivas de nacimiento y muerte gobiernan la dinámica de las poblaciones locales; los factores, tanto ambientales como de comportamiento, que sirven para regular el crecimiento de las poblaciones; los procesos que influyen en las interacciones de las subpoblaciones locales; y las dinámicas de la población regional más grande.

Capítulo 9 | Propiedades de las poblaciones

9.1 Los organismos pueden ser unitarios o modulares
9.2 La distribución de una población determina su ubicación espacial
9.3 La abundancia refleja la densidad y la distribución de la población
9.4 Para determinar la densidad se necesita un muestreo
9.5 Las poblaciones tienen estructuras de edad
9.6 Las proporciones sexuales en las poblaciones pueden variar según la edad
9.7 Los individuos se desplazan dentro de la población
9.8 La distribución y la densidad de la población cambian en tiempo y espacio

Como individuo, ¿de qué manera percibe el mundo? La mayoría de nosotros considera individuo a un amigo, un árbol de arce del barrio, una margarita en un campo, una ardilla en el parque, o un gorrión que tiene su nido en el patio. En pocas ocasiones consideramos a cada uno como parte de una unidad mayor: de una población. Aunque el término población tiene muchos significados y usos diferentes, para los biólogos y ecólogos tiene una definición concreta. Una población es un grupo de individuos de la misma especie que habitan en una determinada zona. Esta definición tiene dos rasgos muy importantes. Primero, al requerir que los individuos sean de la misma especie, la definición sugiere el potencial (en organismos de reproducción sexual) de reproducción de los miembros de la población. Como tal, la población es una unidad genética. Define su *pool* genético, el foco de evolución. En segundo lugar, la población es un concepto espacial, que requiere un límite espacial definido; por ejemplo, la población reproductiva del salmón real que vive en el río Copper que hemos descrito o la población del pinzón de Darwin mediano que habita la isla de Dafne Mayor (Islas Galápagos) que se describió anteriormente.

Las poblaciones tienen rasgos únicos porque son la suma de sus individuos. Las poblaciones tienen estructura, lo cual se relaciona con características tales como densidad (el número de individuos por unidad de área), el porcentaje de individuos en varias clases de edades y el espacio entre los individuos. Las poblaciones también muestran dinámicas: un patrón de cambio constante a través del tiempo que se da como resultado del nacimiento, la muerte y el movimiento de los individuos. En este capítulo, exploraremos los rasgos básicos que se usan para describir la estructura de las poblaciones y, al hacerlo, estableceremos la base para examinar la dinámica de la estructura poblacional en los capítulos que siguen (véanse los Capítulos 10 y 12).

9.1 | Los organismos pueden ser unitarios o modulares

Una población es considerada un grupo de individuos, pero ¿qué constituye un individuo? Para la mayoría de nosotros, definir un individuo no parecería ser un problema. Somos individuos, y también, son individuos los perros, los gatos, las arañas, los insectos, los peces, y el resto de gran parte del reino animal. Lo que nos define como individuos es nuestra naturaleza unitaria. La forma, el desarrollo, el crecimiento y la longevidad de los organismos unitarios son predecibles y vienen determinados desde la concepción. El cigoto, formado mediante la reproducción sexual (véase el

Apartado 8.1), se convierte en un organismo genéticamente único. No hay duda sobre el reconocimiento de un individuo. La visión simplista de un individuo, sin embargo, pierde fuerza cuando el organismo es modular en lugar de unitario. En los organismos modulares, el cigoto se convierte en una unidad de construcción (un módulo) que luego produce más módulos similares. La mayoría de las plantas son modulares. Un árbol, un arbusto o una planta herbácea que crece de una semilla es un individuo con sus propias características genéticas (véase el Capítulo 2). Una vez establecidas, algunas especies de árboles, como la falsa acacia (*Robinia pseudoacacia*) y el álamo temblón americano *(Populus tremuloides)*, algunos arbustos y muchas plantas herbáceas perennes desarrollan extensiones de sus raíces, que producen brotes nuevos o ventosas que pueden permanecer ligados a las extensiones de las raíces o separarse y vivir de manera independiente (Figura 9.1). Estos módulos nuevos o clones pueden cubrir un área importante y parecer ser un individuo. El árbol o la planta producido por reproducción sexual que, por tanto, surge del cigoto es un individuo genético o un **genete.** Los módulos producidos de manera asexual por los genetes son **ramets**. Los ramets pueden permanecer unidos físicamente a su genete padre o pueden separarse y funcionar independientemente (Figura 9.2). Estos módulos pueden producir semillas y sus propias extensiones laterales o ramets.

Aunque vivan de manera independiente o físicamente unidos al individuo original, todos los ramets tienen la misma constitución genética que el producto original de la reproducción sexual. De esta forma, al producir ramets, el genete puede cubrir un área relativamente grande y extender su vida ampliamente. Algunos módulos mueren, otros viven, y aparecen módulos nuevos.

Aunque las plantas son el grupo de organismos modulares más claro, hay muchos ejemplos de animales modulares, como los corales, las esponjas y los briozoos que crecen por producción repetida de módulos.

Técnicamente, para estudiar poblaciones de organismos modulares, debemos reconocer dos niveles de estructura poblacional: el módulo (ramet) y el individuo (genete).

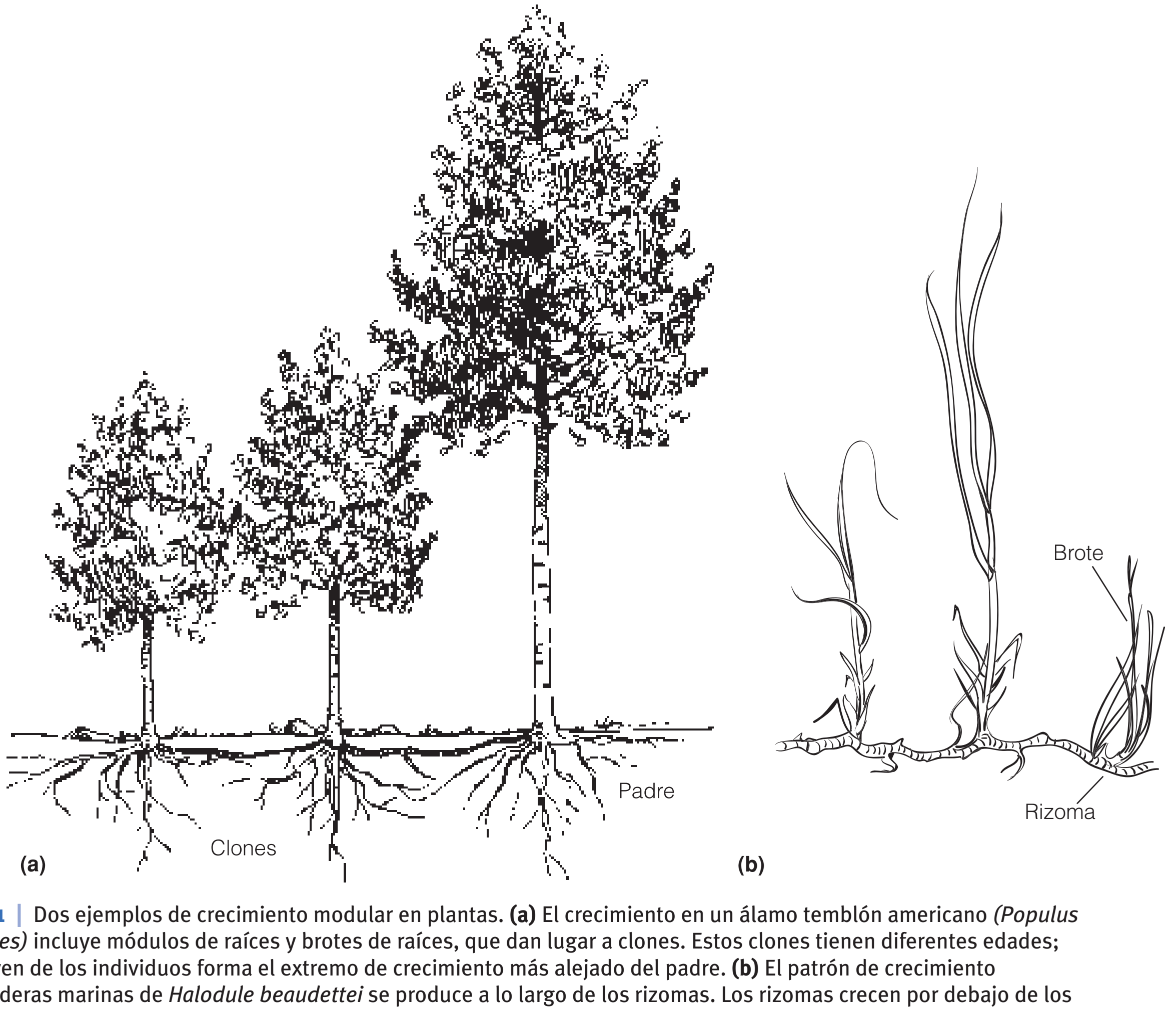


Figura 9.1 | Dos ejemplos de crecimiento modular en plantas. **(a)** El crecimiento en un álamo temblón americano *(Populus tremuloides)* incluye módulos de raíces y brotes de raíces, que dan lugar a clones. Estos clones tienen diferentes edades; el más joven de los individuos forma el extremo de crecimiento más alejado del padre. **(b)** El patrón de crecimiento de las praderas marinas de *Halodule beaudettei* se produce a lo largo de los rizomas. Los rizomas crecen por debajo de los sedimentos del fondo. El rizoma crece lateralmente y surgen nuevos brotes a intervalos regulares.

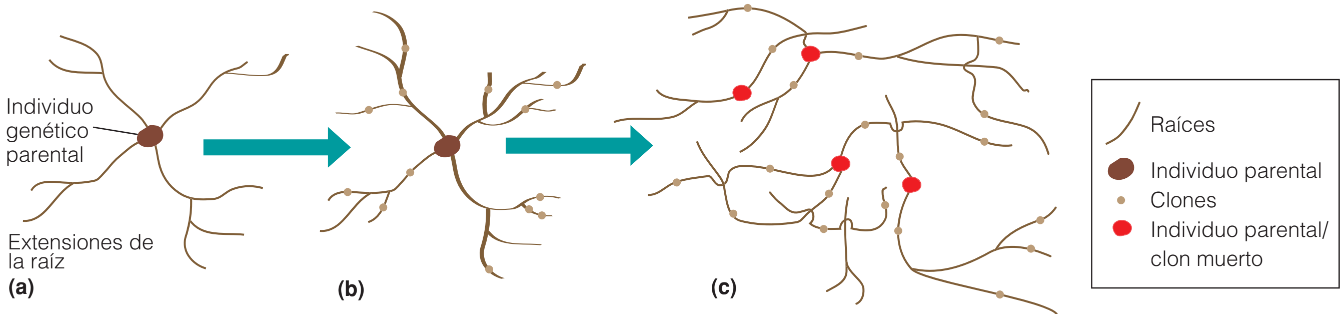


Figura 9.2 | Las conexiones entre el individuo parental y sus clones se rompen con el tiempo, y algunos clones llevan existencias independientes. **(a)** Individuo genético parental **(b)** Crecimiento clónico desde extensiones de la raíz. **(c)** El individuo genético parental ha muerto. El crecimiento clónico que se origina en las extensiones de la raíz del padre forma grupos de tallos individuales nuevos. Las raíces de algunos clones se separaron de las extensiones parentales de la raíz y de algunas extensiones clonales y formaron nuevos grupos independientes. Sin embargo, todos los clones del mismo padre, independientes o no, son genéticamente idénticos.

Desde el punto de vista práctico, sin embargo, los ramets generalmente se cuentan y funcionan como miembros individuales de la población.

9.2 | La distribución de una población determina su ubicación espacial

La distribución de una población describe su ubicación espacial, el área sobre la que se encuentra. Se basa en la presencia y ausencia de individuos. Si decimos que cada uno de los puntos rojos de la Figura 9.3 representa la posición de un individuo dentro de la población en el paisaje, podemos trazar una línea (mostrada en azul) que delimita la distribución de la población; un límite espacial dentro del cual residen todos los individuos de la población. La distribución describe el rango geográfico de la población o el área que encierra la población entera de una especie.

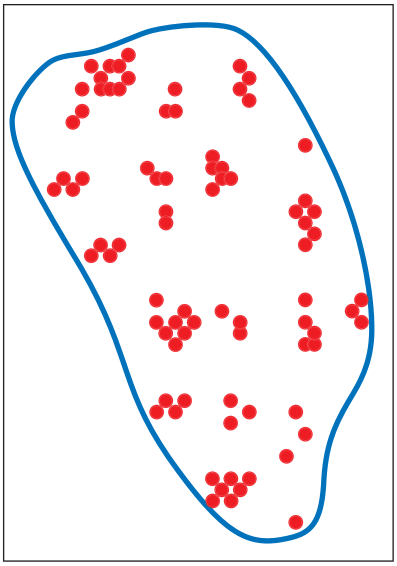


Figura 9.3 | Una población hipotética. Cada punto rojo representa un organismo individual. La línea azul delimita la distribución de la población o la superficie sobre la que existe la población.

La distribución de una población está influenciada por la existencia de condiciones ambientales adecuadas. El arce rojo *(Acer rubrum)*, por ejemplo, es el más extendido de todos los árboles caducifolios del este de América del Norte (Figura 9.4). El límite norte de su distribución coincide con el área en el sudeste de Canadá donde las temperaturas mínimas en invierno descienden hasta los –40 °C. Su límite sur es la Costa del Golfo y el sur de Florida. Las condiciones secas limitan su distribución en dirección al oeste. Dentro de este rango geográfico, crece en una amplia variedad de tipos de suelo, humedad del suelo, acidez y altitud, desde pantanos boscosos hasta cadenas montañosas. El arce rojo muestra una alta tolerancia a la temperatura y a otras condiciones ambientales. A su vez, este alto grado de tolerancia le permite una extensa distribución geográfica.

El ejemplo del arce rojo también ilustra otro factor importante que limita la distribución de una población: las barreras geográficas. Aunque esta especie de árbol ocupa varias islas al sur de la península de Florida (véase el mapa en la Figura 9.4), los límites sur y este de su distribución corresponden con la línea costera del Atlántico. Aunque las condiciones ambientales pueden ser adecuadas para el establecimiento y crecimiento en otras regiones geográficas del mundo (como Europa y Asia), su capacidad de colonizar esas regiones es limitada. Otras barreras para la dispersión (movimiento de individuos), tales como las cordilleras o grandes áreas de hábitat inadecuado, también pueden restringir la expansión y, por ende, la distribución geográfica de una especie.

Más adelante, analizaremos otro factor que puede limitar la distribución de una población: las interacciones, tales como la competencia y la depredación, con otras especies.

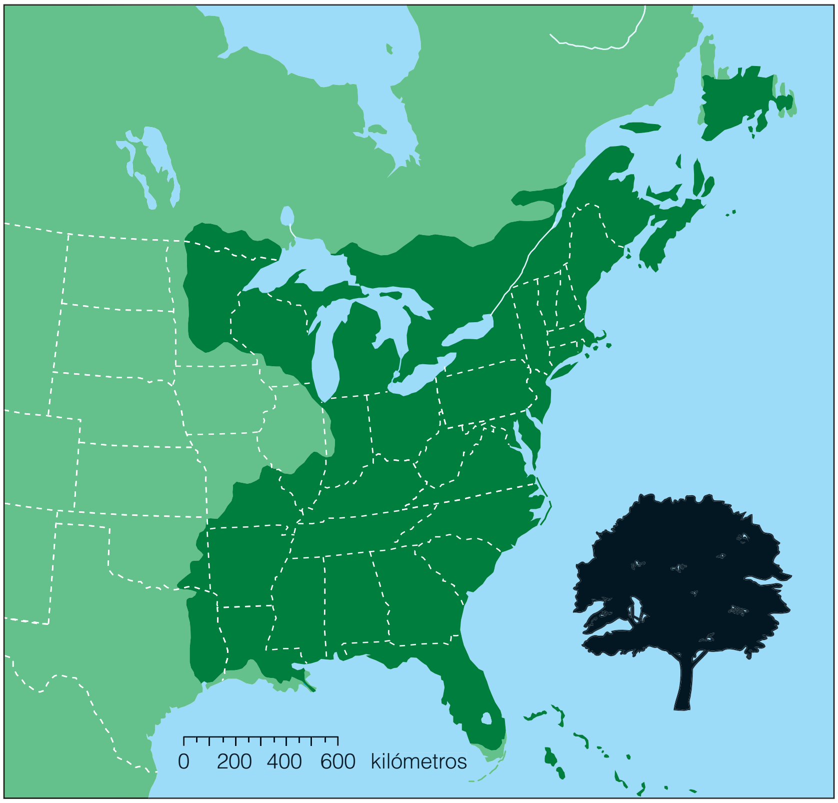


Figura 9.4 | El arce rojo *(Acer rubrum)*, uno de los árboles más extendidos en el este de América del Norte, se desarrolla en una amplia variedad de suelos, textura, humedad, acidez y elevación más que cualquier otro árbol de Norteamérica. El límite norte de su rango coincide con la temperatura mínima en invierno de −40 °C en el sudeste de Canadá.

Dentro del rango geográfico de una población, los individuos no se distribuyen de igual modo en una región. Los individuos ocupan solamente aquellas zonas que pueden satisfacer sus requerimientos. Un organismo responde a varios factores ambientales y solamente cuando se encuentra dentro del rango de tolerancia (véase el Apartado 2.9) puede habitar un lugar. Como resultado de esto, podemos describir la distribución de la población con varias escalas espaciales. Por ejemplo, en la Figura 9.5, la distribución del musgo *Tetraphis pellucida* se describe con varias escalas espaciales diferentes, que varían desde la distribución geográfica en una escala global hasta la ubicación de los individuos dentro de un solo grupo que ocupa el tocón de una conífera muerta. Esta especie de musgo solo puede crecer en áreas donde la temperatura, la humedad y el pH son adecuados y diferentes factores pueden ser restrictivos en diferentes escalas espaciales. En la escala continental, este factor es lo apropiado del clima (temperatura y humedad). Dentro de un área en particular, la distribución se limita a los microclimas a lo largo de los bancos de los arroyos, donde las coníferas son abundantes. Dentro de una localidad en particular, ocupa los grupos de coníferas donde el pH es lo suficientemente ácido.

Como resultado de la heterogeneidad ambiental, la mayoría de las poblaciones están divididas en subpoblaciones, cada una de las cuales ocupa una parcela de hábitat adecuado que está separado de otras subpoblaciones por áreas que son apropiadas. En el ejemplo de *Tetraphis*, presentado en la Figura 9.6, la distribución de los individuos dentro de una región se limita a los bancos de los arroyos, donde la temperatura y la humedad están dentro del nivel de tolerancia, y los grupos de coníferas están presentes como substrato para el crecimiento. Como resultado de esto, la población está dividida en **subpoblaciones locales**, cada una de las cuales está asociada con una cuenca. Los ecologistas llaman **metapoblaciones** al grupo de subpoblaciones locales, un tema que trataremos en detalle en el Capítulo 12. Estas subpoblaciones o poblaciones locales son generalmente el centro de estudio de los ecólogos, en lugar de las poblaciones enteras de una especie a lo largo de su zona de distribución geográfica. Por este motivo, al referirse a la población, es importante definir explícitamente sus límites (alcance espacial). Por ejemplo, un estudio ecológico se puede referir a la población de arces rojos en las Tierras Vírgenes de Three Ridges de los Bosques Nacionales George Washington-Jefferson, Virginia, o a la población de salmón real que desova en el río Copper de Alaska (véase introducción de la Cuarta parte).

9.3 | La abundancia refleja la densidad y la distribución de la población

Mientras que la distribución define el alcance espacial de la población, la **abundancia** define su tamaño: el número de

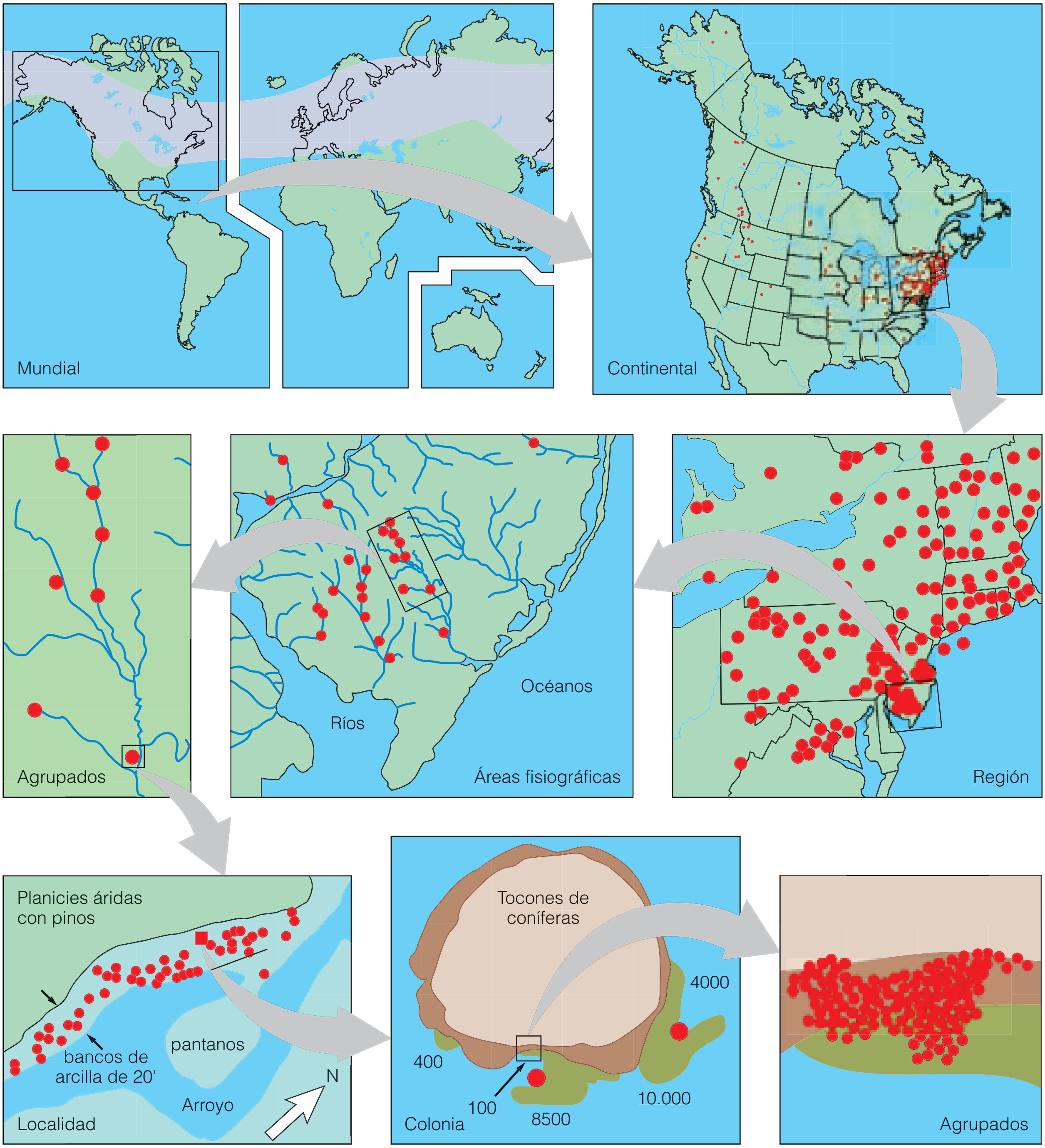

Mundial
Continental
Agrupados
Ríos
Océanos
Áreas fisiográficas
Región
Planicies áridas
con pinos
bancos de
arcilla de 20'
pantanos
Arroyo
N
Localidad
Tocones de
coníferas
4000
400
100
8500
10.000
Colonia
Agrupados

Figura 9.5 | La distribución del musgo *Tetraphis pellucida* en varias escalas espaciales diferentes, desde el ámbito geográfico global hasta la ubicación de colonias individuales en el tocón de un árbol. (Adaptado de Firman, 1964, como se ilustra en Krebs, 2001.)

individuos de la población. En el ejemplo presentado en la Figura 9.3, la abundancia de la población es el número total de los puntos rojos (individuos) dentro de la línea azul que define la distribución de la población.

La abundancia es una función que depende de dos factores: (1) la densidad de la población y (2) el área a lo largo de la cual la población está distribuida. La **densidad poblacional** es el número de individuos por unidad de área (por kilómetro cuadrado, hectárea o metro cuadrado). Al colocar una cuadrícula sobre la distribución de la población de la Figura 9.3, como se muestra en la Figura 9.6, podemos calcular la densidad de cualquier celda de la cuadrícula

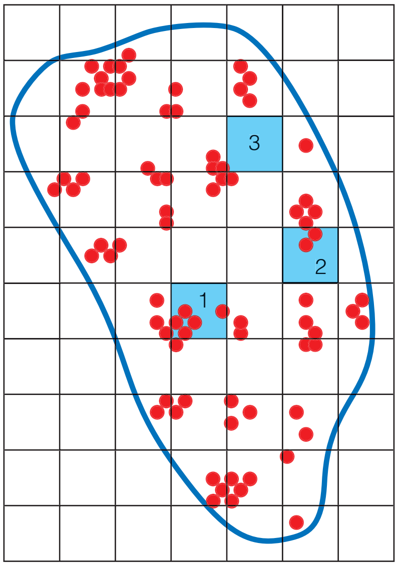


Figura 9.6 | Podemos utilizar la población hipotética que se muestra en la Figura 9.3 para definir la diferencia entre la abundancia y la densidad. La abundancia se define como el número total de individuos en la población (puntos rojos). La densidad de la población se define como el número total de individuos por unidad de área. La cuadrícula divide la distribución en cuadrados de igual tamaño. Si suponemos que cada celda de la cuadrícula es de 1 m², la densidad de la celda 1 de la cuadrícula es de 5 individuos/m², la densidad de la celda 2 es de 2 individuos/m², y la densidad de la tercera celda es de cero (vacío).

contando el número de puntos rojos que quedan dentro de los límites. La densidad medida simplemente como el número de individuos por unidad de área recibe el nombre de **densidad absoluta.** El problema con esta medida es que los individuos generalmente no son igual de numerosos a lo largo de la zona de distribución geográfica de la población (véase el Apartado 9.2). Los individuos no ocupan todo el espacio disponible dentro de la distribución de la población porque no todas las áreas son adecuadas, y como resultado, la densidad puede variar ampliamente de un lugar a otro (véase el ejemplo de la Figura 9.6)

La distribución de los individuos dentro de una población (en otras palabras, su posición relativa con respecto a los otros), tiene un efecto importante sobre la densidad. Los individuos de una población pueden estar distribuidos al azar, uniformemente, o en grupos (Figura 9.7). Los individuos pueden estar distribuidos al azar si la posición de cada uno es independiente de la de los demás.

En cambio, los individuos distribuidos uniformemente están espaciados de manera más o menos equitativa. Una distribución uniforme generalmente resulta de alguna forma de interacción negativa entre los individuos, como la competición (véase el Capítulo 11), que funciona para mantener alguna mínima distancia entre los miembros de una

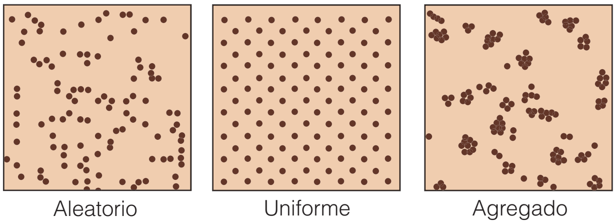


Figura 9.7 | Los patrones de la distribución espacial de los individuos dentro de una población: al azar, uniformes y agregados.

población. Las distribuciones uniformes son comunes en las poblaciones animales donde los individuos defienden un área para su uso exclusivo (territorialidad, véase el Apartado 11.9) o en las poblaciones de plantas donde existe una fuerte competencia por los recursos terrestres que están debajo de la superficie, como el agua o los nutrientes (Figura 9.8).

La distribución espacial más común se da en bloques, donde los individuos se encuentran agregados. El agrupamiento es el resultado de varios factores. Por ejemplo, el hábitat apropiado u otros recursos pueden estar distribuidos en zonas más amplias. Algunas especies forman grupos sociales, como el de los peces, que se desplazan en bancos, o los pájaros que lo hacen en bandadas. Las plantas que se reproducen asexualmente forman grupos, mientras que los ramets se extienden hacia fuera desde la planta madre (véase la Figura 9.1). La distribución de humanos se da en grupos por el comportamiento social, económico y geográfico, reforzado por el creciente desarrollo de zonas urbanas durante el siglo pasado (véase la introducción a la Novena parte). En el ejemplo presentado en la Figura 9.6, los individuos dentro de la población están agrupados, y como

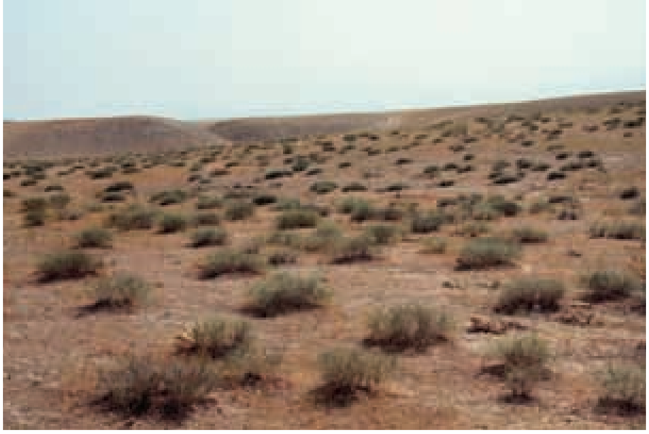


Figura 9.8 | La distribución de los arbustos en el desierto Kara Kum de Asia central consiste en una distribución uniforme. Los sistemas de raíces de estos arbustos se extienden más de ocho veces el diámetro de sus partes aéreas, y la competencia por el agua en este ambiente árido es intensa.

resultado, la densidad varía ampliamente entre las celdas de la cuadrícula.

En cuanto a la distribución geográfica (véase el Apartado 9.2), la distribución espacial de los individuos dentro de la población también puede ser descrita en múltiples escalas espaciales. Por ejemplo, la distribución de los arbustos *Euclea divinorum,* que se encuentran en los ecosistemas de la sabana de África del Sur, es agrupada (Figura 9.9a). Los grupos de *Euclea* están próximos de la cubierta de otra planta que ocupa la sabana: los árboles del género *Acacia* (Figura 9.9b). Sin embargo, los grupos están distribuidos uniformemente y reflejan la distribución uniforme de los árboles de *Acacia* sobre el terreno. La distribución regular de los árboles es debida a la gran competencia por el agua entre los individuos vecinos (véase el Apartado 11.10). En el ejemplo de *Tetraphis* presentado en la Figura 9.5, la distribución espacial de los individuos está agrupada en dos escalas espaciales diferentes. Las poblaciones están concentradas en largas bandas o líneas ubicadas a lo largo de los bancos de los arroyos, lo cual deja vacío el resto del área. Dentro de estas zonas, los individuos se agrupan nuevamente en zonas que corresponden a la distribución de los tocones de coníferas.

Para referirse a dicha disposición por zonas, los ecólogos utilizan la **densidad ecológica**, es decir, el número de individuos por unidad de espacio habitable disponible. Por ejemplo, en un estudio sobre la codorniz de Virginia *(Colinus virginianus)* en Wisconsin, los biólogos expresaron la densidad en términos del número de aves por millas de seto (el hábitat preferido de las aves), en lugar del número de aves por hectárea. Las densidades ecológicas son raramente estimadas porque determinar qué porción del hábitat representa el espacio habitable es generalmente una tarea difícil.

9.4 | Para determinar la densidad se necesita un muestreo

El tamaño de la población (abundancia) es una función de la densidad de la población y el área que está ocupada (distribución geográfica). En otras palabras, el tamaño de la población = densidad × área.

Pero ¿cómo se determina la densidad? Cuando la distribución espacial y la abundancia son pequeños, como es el caso de tantas especies raras y en extinción (véase el Capítulo 28), se puede realizar un conteo completo. De la misma manera, en algunos hábitats que raramente son abiertos, como en el caso del antílope que vive en una llanura plana o las aves acuáticas concentradas en las marismas, la densidad puede estar determinada por un recuento directo de todos los individuos. Sin embargo, en la mayoría de los casos, la densidad debe estimarse a través de un muestreo de población (véase Cuantificando la ecología 9.1: Muestreo de una población).

Un método de muestreo usado extensamente en el estudio de las poblaciones de plantas y animales sésiles (no móviles) utiliza cuadrículas o unidades de muestreo. Los investigadores dividen el área de estudio en subunidades, en la cuales cuentan animales o plantas de interés de manera designada, generalmente contando individuos solamente de un subgrupo o muestras de las subunidades (como en

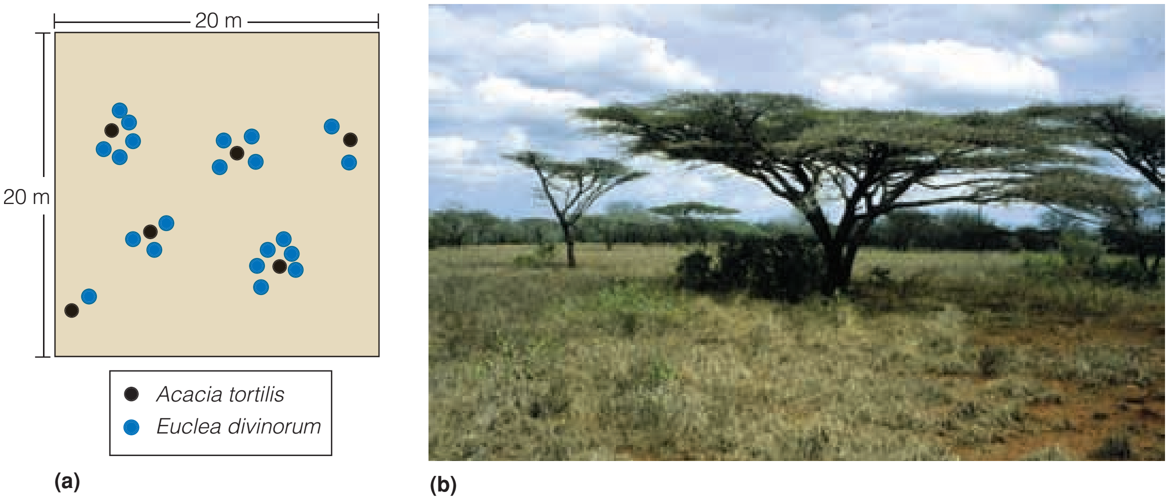


Figura 9.9 | La distribución espacial de los arbustos *Euclea divinorum* que viven en la sabana de África del Sur. Los individuos están agrupados debajo de las copas de los árboles *Acacia tortilis*, como se observa tanto en **(a)** el mapa de individuos dentro de una parcela de muestra de 20 m × 20 m y en la fotografía que lo acompaña **(b)**. Sin embargo, los grupos se reparten uniformemente como resultado de la distribución uniforme de los árboles *A. tortilis* en el paisaje.

la Figura 9.6) A partir de esta información, ellos determinan la densidad media de las unidades del muestreo (véase Cuantificando la ecología 2.1: Estadística descriptiva). Al multiplicar el valor medio por el total del área se logra una estima del tamaño de la población (abundancia). La precisión del muestreo puede estar influenciada por la forma en que los individuos están espacialmente distribuidos a lo largo del terreno (Apartado 9.3). Las estimaciones de densidad también pueden estar influenciadas por la elección de límites o unidades de muestreo. Si una población se agrupa, concentrada en áreas más pequeñas, y la densidad de la población se describe en términos de individuos por kilómetro cuadrado, darán una impresión falsa (Figura 9.10). En este caso, es importante establecer una estimación de variación (véase Cuantificando la ecología 2.1: Estadística descriptiva) o facilitar un intervalo de confianza para la estimación de densidad (véase Cuantificando la ecología 2.2: Intervalos de confianza). En los casos en que el agrupamiento es el resultado de la heterogeneidad del hábitat (el hábitat está agrupado), los ecologistas pueden elegir usar el índice de densidad ecológica para las áreas específicas (hábitat) en las cuales se encuentra la especie (por ejemplo, bancos de arroyos en la Figura 9.5).

Para las poblaciones que se desplazan, los ecólogos de animales deben utilizar otros métodos de muestreo. Capturar, marcar y recapturar individuos dentro de una población, una técnica conocida como técnica de captura y recaptura, es lo más usado para estimar la población animal. Hay muchas variaciones de esta técnica y libros enteros están dedicados a varios métodos de aplicación y análisis estadísticos. Sin embargo, el concepto básico es simple.

Los métodos de captura-recaptura o marcado-captura se basan en el entrampado, el marcado y la liberación de un número conocido de animales marcados (M) en la población (N). Después de un período de tiempo apropiado para que los animales marcados se mezclen nuevamente con el resto de la población, se vuelve a capturar un número de individuos de la población (*n*). Algunos de los individuos capturados en este segundo período llevarán marcas (recapturado, *R*) y otros no. Si suponemos que la proporción de animales marcados con respecto a los animales muestreados en el segundo muestreo *n/R* representa el índice de la población entera *(N/M),* podemos calcular una estimación de la población mediante la siguiente relación:

$$\frac{N}{M} = \frac{n}{R}$$

La única variable que desconocemos en esta relación es *N.* Podemos despejar la N reordenando la ecuación de la siguiente manera:

$$N = \frac{nM}{R}$$

A modo de ejemplo, supongamos que al muestrear una población de conejos, un biólogo captura y etiqueta 39 conejos de la población. Tras liberarlos, la proporción de la cantidad de conejos en la población entera *(N)* al número de conejos etiquetados y marcados *(M)* es *N/M.* Durante el segundo período de muestreo, el biólogo captura 15 conejos etiquetados (R) y 19 sin marcar, lo cual da un total de 34 (*n*). La estimación del tamaño de la población, N, se calcula como:

$$N = \frac{nM}{R} = \frac{(34 \times 39)}{15} = 88$$

El método más simple, el de marcado y recaptura únicos, se conoce como el índice de Lincoln o el índice de Petersen para determinar el tamaño relativo de la población.

Para el trabajo con la mayoría de los animales, los ecólogos encuentran que la medida de densidad relativa o abundancia es suficiente. Los métodos incluyen la observación que se relaciona con la presencia de organismos, en vez del recuento directo de individuos. Las técnicas incluyen el recuento de vocalizaciones, como el registro de la cantidad de tamborileos del collar del urogallo que se oyen a lo largo de un rastreo, recuento de heces de un animal a lo largo de un camino recorrido o la cantidad de huellas de zorros que cruzan cierto camino. Si estas observaciones tienen una relación relativamente constante con respecto al tamaño de la población total, entonces se puede modificar la información con el número de individuos vistos por kilómetro u oídos por horas. Estos conteos, llamados índices de abundancia, no pueden funcionar solamente como estimaciones de densidad actual. Sin embargo, una serie de datos de índice, recolectados estos de algún área a lo largo de un período de años, describe una tendencia en la abundancia. Los recuentos obtenidos desde diferentes áreas

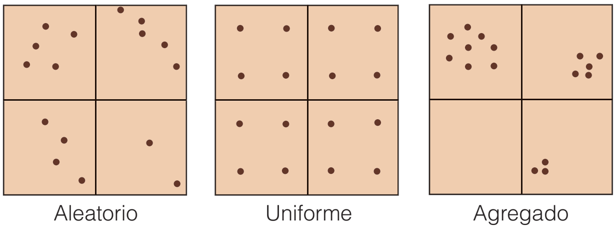


Figura 9.10 | La dificultad del muestreo. Cada área contiene una población de 16 individuos. Dividimos cada área en cuatro unidades de muestreo y elegimos una al azar. Nuestras estimaciones serán bastante diferentes según la unidad que seleccionemos. Para la población aleatoria, se estiman 20, 20, 16 y 8. Para la población uniforme, cualquier unidad de muestreo proporciona una estima correcta (16). Para la población agregada, se estiman 32, 20, 0 y 12.

Cuantificando la ecología 9.1 | *Muestreo de una población*

Todos los estudios ecológicos incluyen la recopilación de observaciones, información que tiene que ver con objetos que pertenecen a la población. El uso del término «población» en este contexto es diferente al de la definición utilizada por los ecólogos (véase el Apartado 1.2 y la introducción de la Cuarta parte). Aquí el término se refiere a una población estadística: un grupo de objetos acerca de los cuales intentamos establecer inferencias (conclusiones). Utilizamos el término objetos en lugar de individuos porque la población de interés puede ser algo más que los organismos individuales, como las hojas de los árboles o los arroyos de una cuenca. En Cuantificando la ecología 2.1, utilizamos la longitud del cuerpo de 20 peces luna que fueron capturados en una laguna para calcular las medidas de valor medio y de variación. En este ejemplo, la población estadística es toda de peces luna de esa laguna. Independientemente de la población, es poco probable que el investigador pueda reunir observaciones/medidas sobre todos los miembros de la población. Por lo tanto, es necesario recopilar observaciones de algunos subgrupos de población. La parte de la población que se observa realmente recibe el nombre de muestra. Los veinte peces luna de nuestro ejemplo representan una muestra de la población de todos los peces luna que viven en la laguna. Dado que el objetivo de cualquier estudio es establecer diferencias que tienen que ver con la población de interés, es esencial que las muestras de objetos representen a la población completa. Esto significa que cada pez luna de la población tiene las mismas posibilidades (probabilidades) de ser seleccionado para una muestra. En caso contrario, nuestra muestra no representa cabalmente la distribución de las longitudes del cuerpo de los peces luna de la laguna. Por ejemplo, supongamos que solamente se muestrea a los peces luna que están próximos a la orilla porque fueron más fáciles de capturar en las aguas bajas. Ahora supongamos que los peces luna más grandes prefieren las aguas más profundas del centro de la laguna. Nuestro muestreo no sería imparcial y nuestras estimaciones de valor medio y variación serían menores que las de la población completa porque se representaron en mayor número a los peces luna más pequeños y se excluyeron a los individuos de mayor tamaño. El procedimiento de muestreo que asegura que cada objeto de la población tenga las mismas posibilidades de ser seleccionado recibe el nombre de muestreo simple aleatorio.

Es posible que existan factores que naturalmente dividen la población en subpoblaciones identificables, y podemos esperar que las observaciones y las medidas de interés varíen entre las diferentes subpoblaciones. Es necesario tener en cuenta esta variación cuando seleccionamos una muestra de la población para obtener una muestra que represente a la población en su totalidad. Esto se puede lograr por medio de un muestreo estratificado. En el procedimiento de muestreo aleatorio estratificado, las muestras aleatorias se obtienen de cada subpoblación definida. Por ejemplo, se podría tener la intención de subdividir la población en categorías sobre la base del sexo (macho o hembra) o la edad (joven y adulto). Entonces las muestras aleatorias se obtendrían de cada una de estas subpoblaciones o grupos.

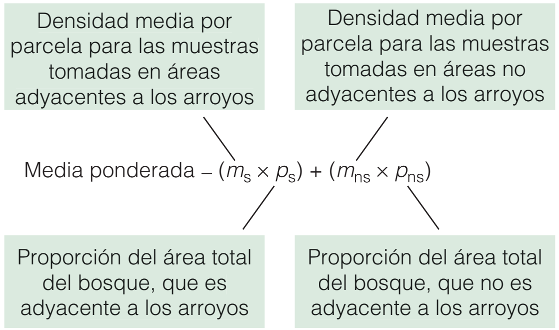
El procedimiento del muestreo aleatorio estratificado generalmente se utiliza en la estimación de la densidad de la población de una especie en un lugar. Supongamos que

durante los mismos años brindan una comparación de abundancia entre los diferentes hábitats. La mayoría de los datos de poblaciones de aves y mamíferos se basan en índices de abundancia relativa, en lugar de recuentos directos.

9.5 | Las poblaciones tienen estructuras de edad

La abundancia describe la cantidad de individuos de la población, pero no proporciona información sobre sus características: cómo los individuos dentro de una población pueden ser diferentes unos de otros. A menos que cada generación se reproduzca y muera en una misma estación, sin llegar a convivir con la próxima generación (como las plantas anuales y muchos insectos), la población tendrá una estructura de edad: la cantidad o proporción de individuos en diferentes clases de edad. Dado que la reproducción está limitada a ciertas edades y la mortalidad es más destacada en otras, las proporciones relativas de los grupos de edad influyen en la rapidez o la lentitud del crecimiento de la población (véase el Capítulo 10).

Las poblaciones pueden estar divididas en etapas o en clases de edad de importancia ecológica: prerreproductiva, reproductiva y posrreproductiva. Podemos dividir a los humanos en personas jóvenes, adultos trabajadores y perqueremos estimar la densidad de una especie de planta herbácea en un área arbolada. Podríamos realizar un censo utilizando parcelas de 1 m^2 colocadas de forma aleatoria (cuadrados; véase el Apartado 9.7) a lo largo del bosque. En este ejemplo, es posible que nuestra población esté en todas las parcelas de 1 m^2 dentro del bosque. La densidad (individuos/m^2) se podría estimar utilizando el valor medio (número medio de individuos registrados por parcela. Sin embargo, supongamos que sabíamos de antemano que esta especie de planta es más abundante en los márgenes de los arroyos del bosque. Ahora sería más apropiado tomar una muestra aleatoria estratificada de parcelas del bosque. Dividiremos el bosque en dos categorías: (1) áreas adyacentes a los arroyos y (2) áreas no adyacentes a los arroyos (en cualquier otra parte del bosque) Luego realizaríamos un muestreo de parcelas colocadas de forma aleatoria dentro de estas dos áreas. Luego podríamos estimar independientemente la densidad de la población para ambas subpoblaciones, y si lo deseáramos, podríamos calcular una estima de la cantidad total dentro del bosque al tomar una media ponderada de los dos:


Densidad media por parcela para las muestras tomadas en áreas adyacentes a los arroyos
Densidad media por parcela para las muestras tomadas en áreas no adyacentes a los arroyos
Media ponderada = ($m_s \times p_s$) + ($m_{ns} \times p_{ns}$)
Proporción del área total del bosque, que es adyacente a los arroyos
Proporción del área total del bosque, que no es adyacente a los arroyos

En algunos estudios, podemos estar realmente interesados en saber si existen variaciones sistemáticas dentro de la población. Volvemos al ejemplo del pez luna. Si observamos que los muestreos de pez luna de las aguas más profundas del centro de la laguna eran generalmente más grandes que los del muestreo de las aguas menos profundas de la costa, podríamos intentar probar la hipótesis de que el tamaño del pez luna aumenta según la profundidad del agua. En este caso, podríamos realizar un muestreo sistemático de la población a lo largo del gradiente de agua profunda dentro de la laguna tomando muestras aleatorias en intervalos predeterminados de agua profunda. Este procedimiento recibe el nombre de muestreo (aleatorio) sistemático.

Los métodos actuales utilizados para recolectar las muestras variarán según la población del estudio. Cada campo de estudio de la ecología ha desarrollado protocolos para el muestreo de diferentes tipos de poblaciones (animales, plantas, suelos, cuerpos de agua, etc.), y se pueden encontrar ejemplos de estos en el Apartado 9.7 y en muchos informes de investigación mencionados en el texto. Sin embargo, en cada caso, los protocolos se han desarrollado para asegurar que las muestras representan a la población que se estudia, por medio de una variación de uno de los procedimientos aleatorios de muestreos referidos anteriormente. ●

1. ¿Cómo se podría desarrollar un procedimiento de muestreo de los estudiantes de tu colegio o universidad para estimar la proporción de estudiantes que tocan el piano?
2. Seleccionar estudiantes que concurrieron a un concierto de música clásica, ¿proporcionaría una estima imparcial? ¿Por qué sí o por qué no?

sonas de la tercera edad. Cuánto tiempo los individuos permanecen en cada etapa depende en gran medida del ciclo de vida del organismo (véase el Capítulo 8). Entre las especies anuales, la duración de la etapa prerreproductiva tiene poca influencia en la tasa de crecimiento de la población. En organismos con tiempos de gestación variables, la duración del período prerreproductivo tiene un profundo efecto sobre la tasa de crecimiento de la población. Los organismos de vida corta generalmente aumentan de manera rápida, con un breve intervalo entre las generaciones. Las poblaciones de organismos con vida larga, como los elefantes y las ballenas, aumentan lentamente y tiene una gran separación entre generaciones.

Para establecer la estructura de edad de la población, se necesita algún medio para obtener las edades de los miembros de la población. Para los humanos, esta tarea no es un problema, pero lo es para las poblaciones naturales. Los datos de edad para los animales naturales puede obtenerse de varias formas; el método varía según las especies (Figura 9.11) El método más preciso, pero el más difícil, es el de marcar a los individuos jóvenes de una población y hacer un seguimiento de su supervivencia durante el tiempo. Este método exige una gran cantidad de individuos marcados y mucho tiempo. Por este motivo, los biólogos pueden utilizar otros métodos menos precisos. Estos métodos incluyen el examen de una muestra representativa de los res-

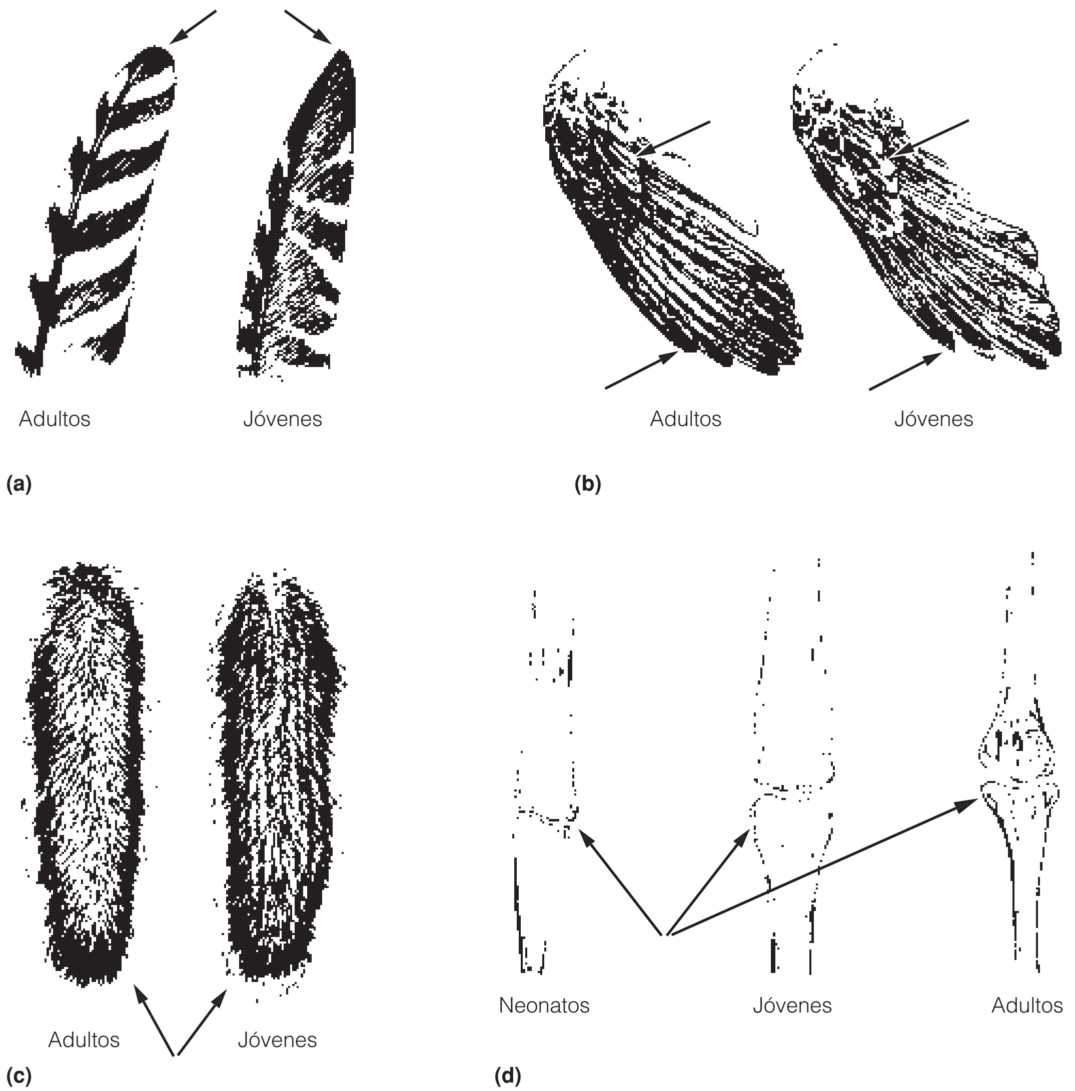


Figura 9.11 | Ejemplos de métodos utilizados para calcular la edad de las aves y de los mamíferos, **(a)** La primera pluma de un pavo adulto es redondeada mientras que la del joven es puntiaguda. **(b)** Además de que la pluma principal presentada es puntiaguda, las cubiertas primarias (obsérvense las flechas) de la codorniz de Virginia jóvenes son de color beige. **(c)** Las diferencias del color de las rayas en la cola de las ardillas grises distinguen a las adultas de las jóvenes. Las jóvenes tienen franjas mucho más distintivas de blanco y negro en el borde de sus colas. **(d)** Las diferencias en la estructura ósea de las alas de los murciélagos pueden ser utilizadas para establecer la edad. Estas diferencias pueden ser reconocidas al palpar los huesos de las alas de los individuos vivos.

tos de animales muertos para determinar las edades en el momento de la muerte. El biólogo puede observar el desgaste y el reemplazamiento de los dientes de un venado y otros ungulados, los anillos de crecimiento en el cemento de los dientes de los carnívoros y ungulados o los anillos de crecimiento anual en los cuernos del cimarrón. Entre las aves, las observaciones del cambio de plumaje y su desgaste, tanto en individuos vivos como muertos pueden separar a los jóvenes de los subadultos (en algunas especies) y los adultos.

Los estudios de la estructura de edad de las poblaciones de plantas son escasos. La razón principal es la dificultad para determinar la edad de las plantas y si las plantas son individuos genéticos (genetes) o ramets (clones).

Los silvicultores han tratado de usar la estructura de edad como una guía para la gestión de la madera (véase el Capítulo 27). Emplean el tamaño (diámetro del tronco a la altura del pecho o dap) como un indicador de edad en la suposición de que el diámetro aumenta con la edad. Cuanto más grande sea el diámetro, más viejo será el árbol. Los

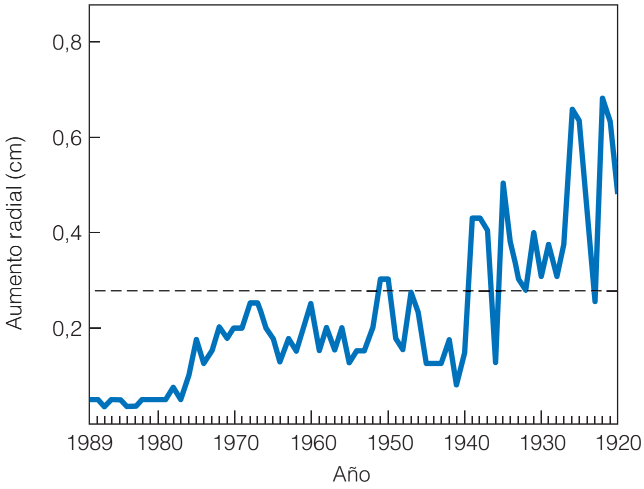


Figura 9.12 | Ejemplo de series temporales de los aumentos radiales de un haya americana *(Fagus grandifolia)* en Virginia central. La línea punteada indica la media general para el árbol en el tiempo.

silvicultores han descubierto que tales supuestos se aplican a los árboles de copa dominante; aunque su crecimiento se ve paralizado por la falta de luz, de humedad o de nutrientes, y los árboles más pequeños de sotobosque, los plantones y los árboles jóvenes ensanchan poco su diámetro. A pesar de que su diámetro los hace parecer jóvenes, los árboles pequeños generalmente poseen la misma edad que las especies grandes del bosque.

Se puede conocer la edad aproximada de los árboles con crecimiento estacional mediante el recuento de los anillos de crecimiento anuales (Figura 9.12). Los intentos por conocer la edad de las plantas no leñosas no han tenido éxito. El método más preciso para establecer la estructura de edad de plantas herbáceas de poca vida es marcar determinados plantones y seguir su crecimiento. Las pirámides de edad (Figura 9.13) son instantáneas de la estructura de edad de la población, en algún momento en el tiempo, que brindan una imagen de los tamaños relativos de los distintos grupos de edad en la población. Como veremos en el Capítulo 10, la estructura de edad de la población es una consecuencia de los patrones de mortalidad y reproducción específicos de la edad. En las poblaciones de plantas, la distribución en clases de edad, por lo general, es altamente sesgada (Figura 9.14) debido a que los árboles de la zona de copas pueden inhibir la producción de plantones y el crecimiento y la supervivencia de los árboles jóvenes. Una o dos de las clases de edad domina el lugar hasta que muere o la quitan, y permite que las clases de edades jóvenes tengan acceso a recursos como la luz, el agua, los nutrientes y, por lo tanto, al crecimiento y el desarrollo.

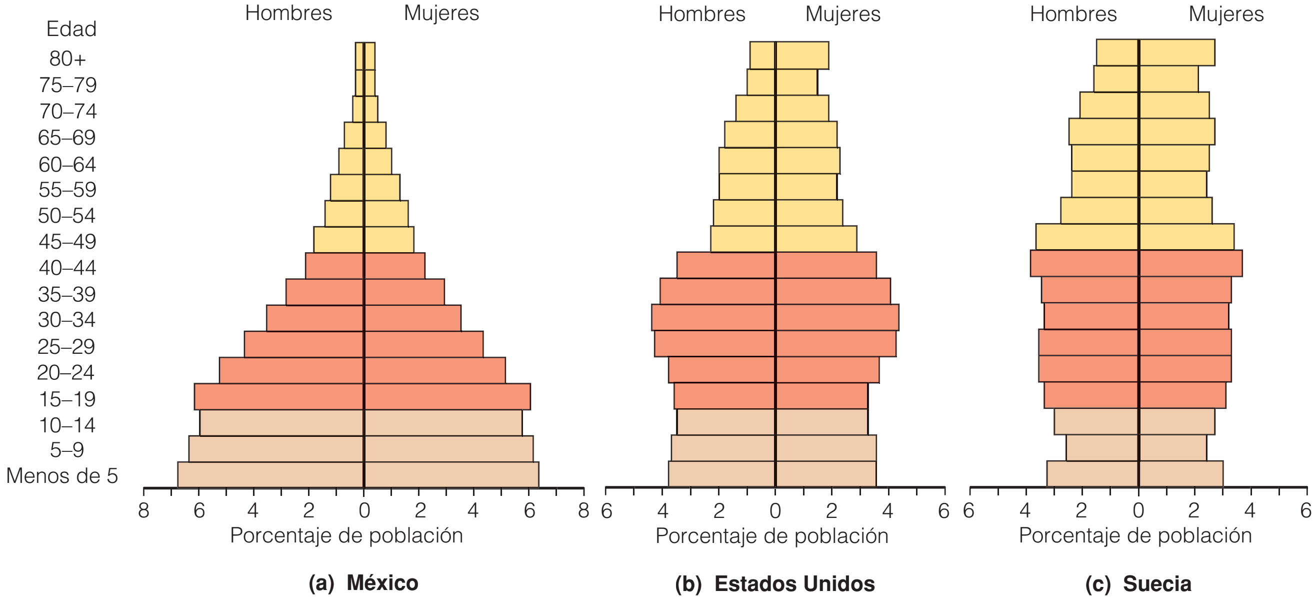


Figura 9.13 | Pirámides de edad para tres poblaciones humanas en 1989. **(a)** México muestra una población en aumento. Una amplia base de jóvenes entrarán en las clases de edad reproductiva. **(b)** La pirámide de edad de los Estados Unidos posee una forma menos cónica. Las clases de edad más jóvenes ya no son las más grandes. **(c)** La pirámide de edad de Suecia es la típica de una población que se acerca a una tasa de crecimiento cero. Visite GRAPHit! en **www.ecologyplace.com** para conocer más sobre la teoría de biogeografía insular.

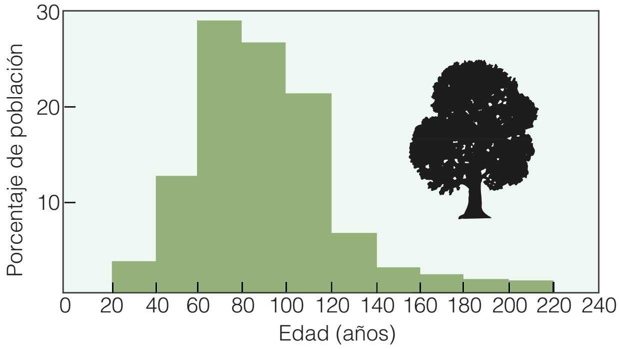


Figura 9.14 | Un bosque de robles *(Quercus)* en Sussex, Inglaterra, se encuentra dominado por árboles de la clase de edad que va desde los 60 hasta los 120 años. No ha habido árboles nuevos durante 20 años (clases de edad más jóvenes). Visite QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para realizar la prueba del chi-cuadrado.

9.6 | Las proporciones sexuales en las poblaciones pueden variar según la edad

En teoría, las poblaciones de organismos que se reproducen sexualmente tienden hacia una proporción sexual de 1:1 (proporción de machos frente a hembras). La proporción sexual primaria (la proporción en la concepción) también tiende a ser de 1:1. Esta afirmación puede no ser universalmente verdadera y es, por supuesto, difícil de comprobar.

En la mayoría de las poblaciones de mamíferos, incluso en los humanos, la proporción sexual secundaria (la proporción en el nacimiento) generalmente está sesgada hacia los machos, pero la población cambia hacia las hembras en los grupos de edad más viejos. Por lo general, los machos tienen una esperanza de vida más corta que el de las hembras. La menor expectativa de vida de los machos puede ser una consecuencia tanto de factores fisiológicos como de factores de comportamiento. Por ejemplo, en muchas especies animales existen rivalidades por las posiciones dominantes en las jerarquías sociales o por la obtención de parejas. Entre las aves, hay una tendencia a que exista un mayor número de machos que de hembras debido a un aumento de la mortalidad de las hembras, las cuales son más susceptibles a la depredación y a los ataques.

9.7 | Los individuos se desplazan dentro de la población

En algún momento de sus vidas, la mayoría de los organismos, en cierta medida, se desplazan. El movimiento de los individuos tiene una influencia directa en su densidad local. El movimiento de los individuos en el espacio se denomina **dispersión**, aunque el término dispersión por lo general hace referencia al desplazamiento más específico de individuos a una cierta distancia. Al desplazamiento de individuos fuera de una subpoblación se lo denomina **emigración**. Se llama **inmigración** al desplazamiento de un individuo desde un lugar a otra subpoblación. El desplazamiento de individuos entre subpoblaciones dentro de una distribución geográfica mayor es un proceso clave en la dinámica de las metapoblaciones (véase el Capítulo 12) y para mantener el flujo de genes entre estas subpoblaciones (véase el Capítulo 2).

Muchos organismos, especialmente las plantas, dependen de medios pasivos de dispersión que incluyen la gravedad, el viento, el agua y los animales. La distancia que estos organismos viajan depende de los agentes de dispersión. Las semillas de la mayoría de las plantas caen cerca de los parentales, y su densidad disminuye rápidamente con la distancia (Figura 9.15). Las semillas más pesadas, como las bellotas de los robles *(Quercus* spp.), poseen un área más corta de dispersión que las semillas más ligeras arrastradas por el viento de los arces *(Acer* spp.), abedules *(Betula* spp.), asclepias (Asclepiadaceae), y dientes de león *(Taxaracum officinale)*. Algunas plantas, como los cerezos y los durillos *(Viburnum* spp.), dependen de portadores activos, como determinadas aves y mamíferos, para dispersar sus semillas al comer sus frutos y transportar las semillas a algún punto distante. Estas semillas pasan a través del tracto digestivo del animal y son depositadas en sus heces. Otras plantas poseen semillas con espinas y ganchos que se enganchan en las pieles de los mamíferos, las plumas de las aves y la ropa de los humanos. En el ejemplo de la distribución en grupos de los arbustos *E. divinorum* presentados en la Figura 9.9, las aves dispersan las semillas de esta especie. Las aves se alimentan con los frutos y depositan las semillas en sus heces, mientras se posan en las acacias. De esta manera, las semillas se dispersan por el paisaje y la distribución agrupada de los *E. divinorum* se asocia con el uso de las acacias como percha de aves.

Para los animales que se desplazan, la dispersión es activa, pero muchos dependen de medios pasivos de transporte, como el viento o el agua en movimiento. El viento transporta los individuos jóvenes de algunas especies de arañas, las larvas de las mariposas lagartas y los quistes de las artemias *(Artemia salina)*. En los arroyos y ríos, las formas larvales de algunos invertebrados se dispersan aguas abajo en la corriente hacia un hábitat más apropiado. En los océanos, la dispersión de muchos organismos está relacionada con el movimiento de las corrientes y de las mareas.

La dispersión entre los animales que se desplazan puede involucrar a especies jóvenes y a adultos. No existe una regla establecida para saber cuál de ellos se dispersa. Los

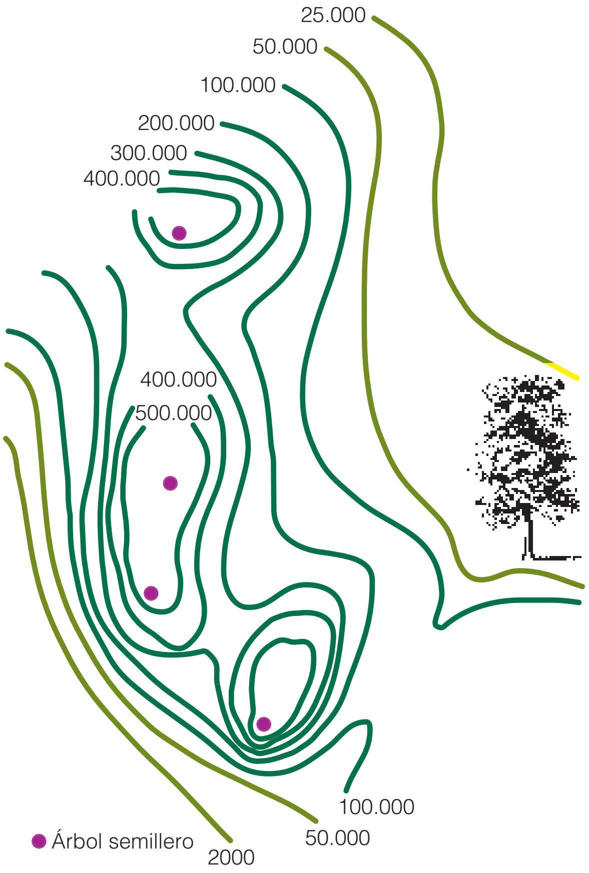


Figura 9.15 | Patrón de caída de semillas del tulipero de Virginia *(Liriodendron tulipifera)*. Las líneas definen las áreas con la misma cantidad de semillas. Con estas especies que se dispersan a través del viento, las semillas se desprenderán rápidamente de los árboles parentales. (Adaptado de Clark 1960).

mayores dispersadores entre las aves son generalmente las especies jóvenes. Entre los roedores, como el ratón ciervo *(Peromyscus maniculatus)* y las ratillas de las praderas *(Microtus pennsylvanicus)*, los machos subadultos y las hembras componen la mayor parte de los individuos que se dispersan. El agrupamiento, los cambios de temperatura, la calidad y la abundancia de comida y el fotoperíodo, todos cumplen su papel al estimular la dispersión de varias especies animales.

Por lo general, los individuos que se dispersan buscan un hábitat libre para ocupar. Como consecuencia, la distancia que recorren dependerá en parte de la densidad de las poblaciones que lo rodean y la disponibilidad de áreas libres adecuadas.

A diferencia del desplazamiento en una única dirección de los animales en los procesos de emigración e inmigración, la **migración** es un viaje de ida y vuelta. Los repetidos viajes de regreso pueden ser diarios o por temporadas. Por ejemplo, el zooplancton en los océanos se traslada hacia abajo a las profundidades más bajas y hacia arriba a la superficie por la noche. Este movimiento parece ser una respuesta a la intensidad de la luz. Los murciélagos dejan los lugares donde se posan, en las cuevas, y los árboles, durante el día y viajan a sus zonas de alimentación y regresan al amanecer. Otras migraciones son por temporadas, de corta o de larga duración. Las lombrices realizan una migración vertical anual para pasar el invierno en las profundidades y regresan a suelos más altos cuando hay temperaturas más cálidas durante la primavera. Los ciervos (*Cervus canadensis)* bajan de las áreas veraniegas en la alta montaña a las áreas de invierno en las tierras bajas. A mayor escala, los renos *(Rangifer tarandus)* se trasladan desde la zona de pastoreo, en los bosques boreales, a la tundra ártica durante el invierno, donde su mayor fuente de alimento son los líquenes. Las ballenas grises *(Eschrichtius robustus)* se trasladan desde las aguas árticas ricas en alimentos hacia las aguas cálidas de invierno en la costa de California, donde dan a luz a sus crías (Figura 9.16). De manera similar, las ballenas jorobadas *(Megaptera novaeangliae)* migran desde los océanos del Norte hacia el Pacífico central cerca de la islas Hawai. Quizás las más comunes de todas son las migraciones de corta y larga duración en primavera de las aves acuáticas, las aves playeras y las migradoras neotropicales a sus zonas de anidación y en otoño e invierno a sus zonas de hibernación.

Otro tipo de migración consiste en solo un viaje de retorno. Esas migraciones las realizan los salmones del Pacífico *(Oncorhynchus* spp.) que se reproducen en corrientes de aguas dulces (véase la introducción de la Cuarta parte). Los más jóvenes nacen y crecen en los tramos superiores de los arroyos y ríos costeros de agua dulce y viajan corriente abajo y hacia el mar, donde logran la madurez sexual. En esta etapa, regresan al comienzo del arroyo para reproducirse y luego mueren.

9.8 | La distribución y la densidad de la población cambian en tiempo y espacio

La dispersión tiene el efecto de variar la distribución espacial de los individuos y, como resultado, los patrones localizados de la densidad de la población. Como consecuencia de la emigración, la densidad de algunas áreas disminuye, mientras la inmigración a otras áreas aumenta la densidad de las subpoblaciones o hasta establece nuevas subpoblaciones en hábitat que anteriormente estaban libres.

En algunos casos, la dispersión puede causar la variación o expansión de la zona geográfica de la población. El papel de la dispersión en la expansión de la zona es particularmente evidente en las poblaciones que han sido in-

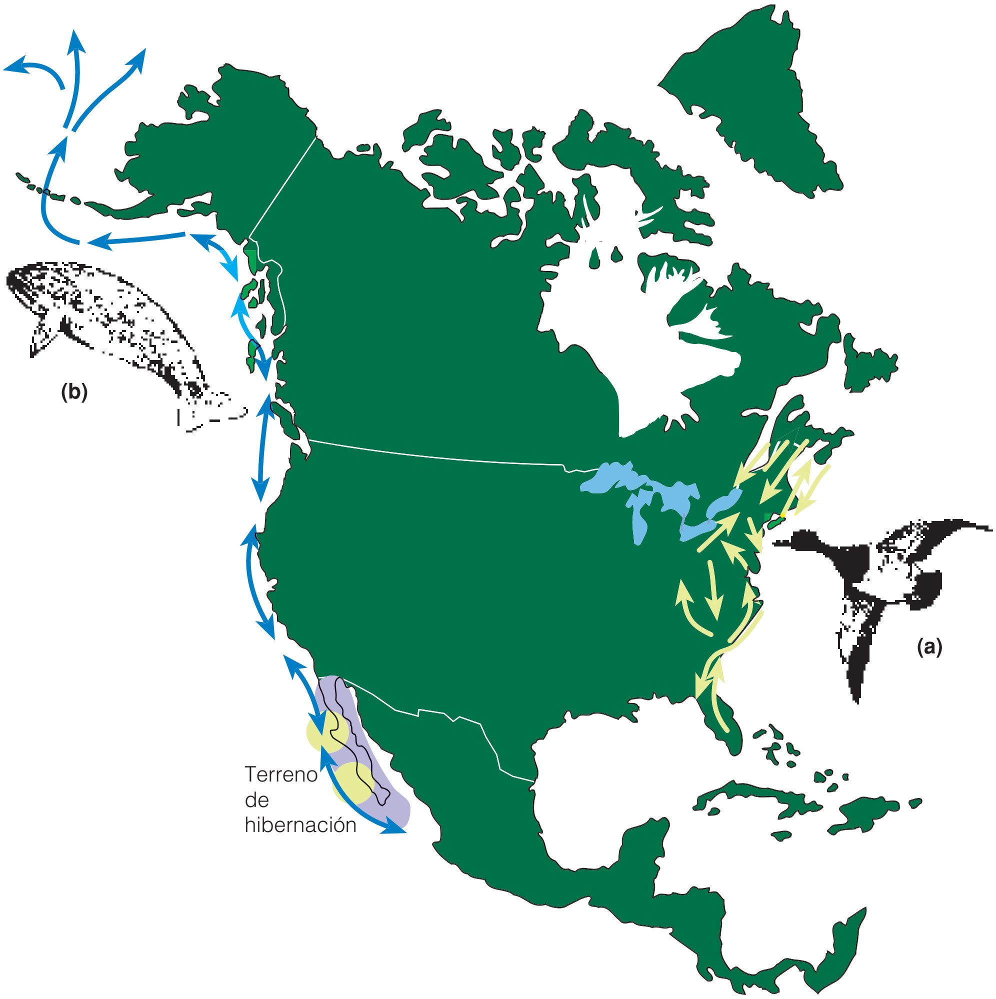


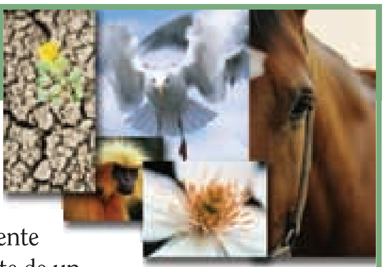
Figura 9.16 | Viajes migratorios de dos vertebrados. **(a)** Los patos cabezones *(Aythya collaris)* que se crían en el Noreste migran a través de un corredor junto a la costa hacia terrenos de hibernación en Carolina del Sur y Florida. **(b)** La ballena gris *(Eschrichtius robustus)* pasa el verano en los mares Ártico y de Bering e hiberna en el Golfo de California y las agua de Baja California.

troducidas a una región donde anteriormente no existían. Una gran variedad de especies han sido introducidas, intencionalmente o no, en regiones fuera de su distribución geográfica (véase Cuestiones de ecología: Dispersión asistida por humanos). A medida que la población inicial se establece, los individuos se dispersan en áreas de hábitat apropiados, y se expande la distribución geográfica mientras la población crece. En la Figura 9.17 se muestra un mapa donde se puede observar la diseminación de la mariposa lagartija *(Lymantria dispar)* en el este de los Estados Unidos tras haber sido introducida en 1869. La historia de la introducción de esta especie se explica detalladamente en Cuestiones de ecología: Dispersión asistida por humanos.

En otros casos, la zona de expansión de una población se ha asociado con los cambios temporales de las condiciones ambientales, al variar la distribución espacial de los hábitats apropiados. Ese es el caso de la variación de la distribución de las poblaciones de árboles en el noreste de América del Norte debido a que el clima ha cambiado durante los últimos 20.000 años (véanse el Apartado 18.9 y la Figura 18.17). Más adelante, en el Capítulo 29, se presentan ejemplos de cambios pronosticados sobre la distribución de las poblaciones de plantas y animales derivados de cambios inducidos por los humanos en el clima de la Tierra.

Aunque el movimiento de individuos dentro de la población produzca cambios en el patrón de distribución y la densidad en el tiempo, los factores principales que dominan la dinámica de la abundancia de la población son los procesos demográficos del nacimiento y la muerte. En el próximo capítulo pondremos nuestra atención en los procesos del nacimiento y de la muerte y los cambios producidos en la estructura de la población.

Cuestiones de ecología | **Dispersión asistida por humanos**



La dispersión es una característica clave del ciclo vital de todas las especies, y se han desarrollado diversos mecanismos para permitir que las especies de plantas y animales se desplacen a través del paisaje y del mar. En las plantas, las semillas pueden ser dispersadas por el viento, el agua o mediante dispersión activa a través de animales (véase el Apartado 15.15). En los animales, la dispersión de los huevos fertilizados, particularmente en los ambientes acuáticos, puede causar la dispersión de la descendencia a distancias significativas, pero la dispersión generalmente consiste en el desplazamiento (ya sea activo o pasivo) de los individuos, tanto de jóvenes como de adultos. Sin embargo, hace pocos siglos, una nueva fuente de dispersión ha logrado la redistribución de las especies a escala global: la dispersión a través de los humanos.

Los humanos se desplazan cada vez más alrededor del mundo. Mientras lo hacen, pueden introducir organismos, accidentalmente o sin que sea su intención, entre los que se incluyen las plantas, a lugares donde estas nunca se habían desarrollado. A veces estas introducciones no causan daño alguno, pero muchas veces los organismos introducidos afectan negativamente a las especies nativas y a los ecosistemas. Durante los últimos siglos, una gran cantidad de plantas han sido introducidas accidentalmente a través de la importación de productos agrícolas. En muchos casos, las semillas de las especies de malas hierbas se incluyen de manera no intencionada en los envíos de semillas de cultivo importadas o en los cuerpos de los animales domésticos. En otros, la tierra de otros países que se llevaba a bordo de los barcos como contrapeso, y que luego se descargó aquí para subir la carga, contenía semillas. Los humanos también han introducido intencionalmente plantas que no son nativas para fines ornamentales y agrícolas. La mayoría de las plantas introducidas no se arraigan y no se reproducen, pero muchas forman colonias extensas. Estas plantas invasoras compiten con las especies nativas por los recursos, como la luz, el agua, los nutrientes, los polinizadores y los dispersores de semillas. También es posible que alteren el funcionamiento de los ecosistemas al cambiar los patrones de uso del agua o la frecuencia natural de las perturbaciones, como el fuego, todas las cuales pueden afectar gravemente a las especies nativas.

La mariposa lagarta *(Lymantria dispar)* es nativa de Europa y Asia y es la mayor plaga introducida en los bosques de maderas duras del este de los Estados Unidos. La mariposa lagartija se encuentra principalmente en las regiones templadas del mundo, como Europa central y del sur, el norte de África y el sur de Asia y Japón. Leopold Trouvelot, un astrónomo francés interesado en los insectos, introdujo originariamente esta especie en Medford, Massachusetts, en 1869. Trouvelot deseaba desarrollar una especie de polilla de la seda que fuera resistente a la enfermedad como parte de un esfuerzo para iniciar una industria de la seda comercial. Sin embargo, varias mariposas lagartijas escaparon de su granja y se quedaron en las áreas de los alrededores. Aproximadamente 20 años más tarde, se produjo el primer brote de mariposas lagartijas, y a pesar de los esfuerzos por controlarlo, desde entonces la mariposa lagartija ha sobrevivido y ha extendido su área (véase la Figura 9.17). En los Estados Unidos, la mariposa lagartija se ha trasladado rápidamente hacia el norte de Canadá, el oeste de Wisconsin y el sur de Carolina del Norte. Los capullos de las mariposas lagartijas defolian millones de acres de árboles por año en los Estados Unidos. En los bosques del este de América del Norte, las pérdidas ocasionadas por las mariposas lagartijas europeas en 1981 fueron de 764 millones de dólares y la especie asiática que ha invadido el noroeste del Pacífico, ya ha hecho necesaria una campaña de erradicación de 20 millones de dólares. La kudzú *(Pueraria montana)*, una especie de vid nativa de Asia, fue originariamente introducida a los Estados Unidos como una vid ornamental en la Exposición por el Centenario de Filadelfia de 1876. A mediados de la primera parte del siglo XX, la kudzú se promovía como planta forrajera y se vendía por correo a los granjeros. En las décadas del 30 y del 40, la kudzú se había propagado y el Servicio de Conservación de los Suelos la había impulsado como una forma de conservar el suelo en los barrancos que se erosionan con rapidez del deforestado paisaje sureño, especialmente en las regiones Piamontesas de Alabama, Georgia y Mississippi. Sin embargo, para la década del 50, se reconoció a la kudzú como una plaga y fue retirada de la lista de especies aceptables para el uso en el Programa de Conservación Agrícola y en 1998 fue colocada por el Congreso de los Estados Unidos en la lista de las Hierbas Nocivas Federales. Aunque se disemina lentamente, la kudzú cubre toda la otra vegetación y los árboles altos con copa densa, a través de la cual puede penetrar muy poca luz. Las estimaciones de infección de kudzú en el sudeste de los Estados Unidos varía mucho, desde 1 millón hasta casi 3 millones de hectáreas. ●

1. Si observas tu campus o tu comunidad local, ¿puedes identificar algún ejemplo de especies de plantas o animales que deban su presencia a la dispersión activa de los humanos?
2. ¿Por qué la agricultura es un ejemplo de dispersión asistida por humanos?

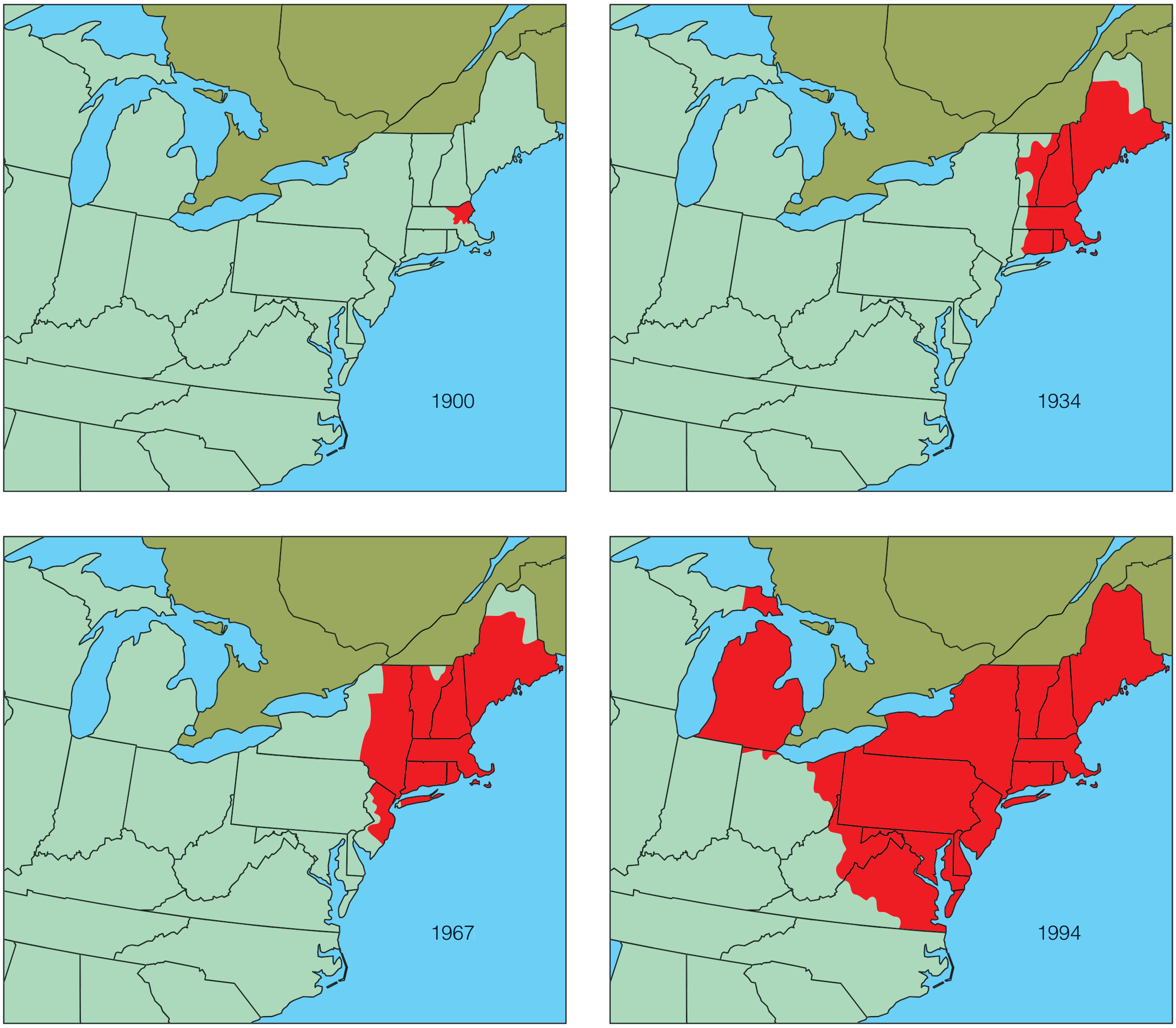


Figura 9.17 | Extensión de las mariposas lagartas (*Lymantria dispar*) en los Estados Unidos después de su introducción en Massachusetts en 1969. Obsérvese como la dispersión desde su introducción original ha expandido la distribución geográfica de esta población. Véase Cuestiones de ecología: Dispersión asistida por humanos para más información. (Adaptado de Liebhold 1992, como fue ilustrado en Krebs 2001.)

Resumen

Organismos modulares y unitarios (9.1)

Una población es un grupo de individuos de la misma especie que viven en un área definida. Clasificamos las poblaciones según la distribución, la abundancia y la estructura de edad. La mayoría de las poblaciones están compuestas por individuos unitarios con una forma de crecimiento y de envejecimiento específica. Sin embargo, en la mayoría de las poblaciones de plantas, los organismos son modulares. Estas poblaciones de plantas pueden consistir en plantas parentales formadas sexualmente y tallos formados asexualmente de las raíces. Una estructura de población similar es la especie animal, que muestra un crecimiento modular.

Distribución (9.2)

La distribución de una población describe su ubicación espacial o el área en la cual se desarrolla. La distribución de una población está influenciada por las condiciones ambientales apropiadas. Dentro de la zona geográfica de una población, los individuos no se distribuyen de igual manera en toda el área. Por lo tanto, la distribución de individuos dentro de la población puede ser descrita basándose en diferentes escalas espaciales.

Los individuos de una población se distribuyen en el espacio. Si el espacio de cada individuo no depende del de otros, entonces los individuos se distribuyen aleatoriamente; si se distribuyen de forma parecida, con una distancia similar entre individuos, se trata de una distribución uniforme. En la mayoría de los casos, se agrupan juntos en una distribución agrupada o agregada. Estos grupos de individuos pueden funcionar como subpoblaciones.

Abundancia (9.3)

La cantidad de individuos de una población define la abundancia. La abundancia es una función que depende de dos factores: (1) la densidad de la población y (2) el área en la que se distribuye la población. La densidad de la población es el número de individuos por unidad de área. Debido a que los paisajes no son homogéneos, no toda el área es un hábitat apropiado. La cantidad de organismos en el espacio habitable del que disponen es la densidad verdadera o ecológica.

Muestreo de poblaciones (9.4)

Para establecer la densidad y la dispersión es necesario realizar un muestreo y un análisis estadístico apropiado de la información. Para los organismos sésiles, los investigadores generalmente utilizan gráficos de muestreo. Para los organismos móviles, los investigadores utilizan técnicas de captura-recaptura o establecen la abundancia relativa utilizando indicadores de presencia animal, como las huellas o el excremento.

Estructura de la edad (9.5)

La edad o la proporción de individuos dentro de cada clase de edad define la estructura de la edad de la población. Los individuos que componen la población generalmente se dividen en tres períodos ecológicos: prerreproductivo, reproductivo y posreproductivo.

Proporciones sexuales (9.6)

Las poblaciones que se reproducen sexualmente poseen proporciones sexuales que tienden a ser de 1:1 durante la concepción y el nacimiento, pero por lo general varía a diferencias según el sexo por la mortalidad.

Dispersión (9.7)

En alguna etapa de sus ciclos de vida, la mayoría de los individuos son móviles. Para algunos organismos, como las plantas, la dispersión es pasiva y depende de diferentes mecanismos de dispersión. Para los organismos móviles, la dispersión sucede por diferentes razones que incluyen la búsqueda de parejas y de hábitat libres. Para algunas especies, la dispersión es un proceso sistemático de movimiento entre áreas, un proceso llamado migración.

Dinámica poblacional (9.8)

La dispersión tiene el efecto de variar la distribución espacial de individuos y, como resultado, los patrones localizados de la densidad de la población. Aunque el movimiento de individuos dentro de la población produzca cambios en el patrón de distribución y la densidad en el tiempo, los factores principales que dominan la dinámica de la abundancia de la población son los procesos demográficos del nacimiento y de la muerte.

Preguntas de estudio

1. ¿En que dificulta la reproducción asexual la definición de lo que constituye un individuo dentro de una población?
2. Suponga que le asignaran la tarea de calcular la densidad de dos especies de plantas en un campo. Basándose en el ciclo de vida de ambas especies, sería de esperar que la distribución espacial de una de las especies es aproximadamente uniforme, mientras que la otra seguramente estará agrupada. ¿En qué se diferenciaría su enfoque al calcular la densidad de estas dos especies? (Recuerde lo argumentado en Cuantificando la ecología 9.1: Muestreo de una población).
3. La estructura de edad de una población puede ayudar a saber si la población crece o disminuye. Una gran cantidad de individuos de la clase de edad joven comparado con las clases de edad más viejas generalmente indica que la población crece. Por el contrario, una gran proporción de individuos de las clases de edad más vieja comparado con las clases de edad joven sugiere que la población disminuye (véase la Figura 9.11). ¿Qué factores invalidarían esta interpretación? ¿Cuándo una gran cantidad de individuos de las clases de edad joven comparado con las clases de edad más viejas no indicaría que la población crece?
4. Los humanos de la actualidad son especies muy móviles. Piense en tres lugares de la comunidad local que puedan ser utilizados como áreas para calcular la densidad de la población. ¿Cómo podría el patrón de movimiento diario de la gente de la comunidad cambiar el cálculo de densidad de esos lugares durante un día?

Bibliografía complementaria

Brown, J. H., D. W. Mehlman, y G. C. Stevens. 1995. Espacial variation in abundance. *Ecology.* 76:2028-2043.

Este trabajo de investigación proporciona un resumen de los factores que tienen influencia sobre los patrones geográficos de la abundancia en las poblaciones.

Cook, R. E. 1983. Clonal plant populations. *American Scientist* 71:244-253.

Una introducción a la naturaleza del crecimiento modular de las plantas y sus consecuencias para el estudio de las poblaciones de plantas.

Gaston, K. J. 1991. How large is a species' geografic range? *Oikos* 61:434-438.

Este trabajo explora los métodos utilizados para establecer el área geográfica de una especie y cómo el tamaño del área está influenciado por diferentes aspectos del ciclo de vida de una especie.

Gompper, M. E. 2002. Top carnivores in the suburbs? Ecological and conservation issues raised by colonization of North-eastern North America by coyotes. *Bioscience* 52:185-190.

Relato fascinante sobre la dispersión del coyote y su gran área de expansión.

Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology.* San Francisco, CA: Benjamin Cummings.

Lectura esencial para quienes estén interesados en el muestreo de poblaciones naturales. Este texto brinda una excelente introducción y posee muchos ejemplos ilustrativos.

Laliberte, A. S., y W. J. Riele, 2004. Range contractions of North American carnivores and ungulates. *Bioscience* 54:123-138.

A diferencia del trabajo de Gompper (más arriba) que presenta un caso de expansión de área, este trabajo explora ejemplos de reducción de área de muchos mamíferos que alguna vez se hubieran distribuido en toda América del Norte

Mack, R., y W. M. Lonsdale. 2001. Humans as global plant dispersals: Getting more than we bargained for. *Bioscience* 51:95-102.

Relata la historia de cómo los humanos actúan como agentes e ilustra algunas de las consecuencias inesperadas. Un buen seguimiento de las Cuestiones de ecología de este capítulo

Capítulo 10 | Crecimiento poblacional

10.1 El crecimiento poblacional refleja la diferencia entre las tasas de natalidad y mortalidad
10.2 Las tablas de vida proporcionan un patrón de mortalidad y supervivencia características de la edad
10.3 Diferentes tipos de tablas de vida reflejan diferentes enfoques de las cohortes definitorias y estructuras de edades
10.4 Las tablas de vida proporcionan datos para las curvas de mortalidad y supervivencia
10.5 La tasa de natalidad es específica de la edad
10.6 La tasa de natalidad y la supervivencia determinan la tasa de reproducción neta
10.7 Las tasas de natalidad y mortalidad específicas de la edad se pueden utilizar para proyectar el crecimiento poblacional
10.8 Los procesos estocásticos pueden influir en la dinámica poblacional
10.9 Varios factores pueden conducir a la extinción de la población
10.10 Las poblaciones pequeñas son propensas a extinguirse

La frase ***crecimiento poblacional*** se refiere al modo en el que la cantidad de individuos de una población aumenta o disminuye con el tiempo. Este crecimiento está controlado por la tasa en la que los nuevos individuos se introducen en la población a través de los procesos de nacimiento e inmigración y la tasa en la que los individuos dejan la población a través de los procesos de la muerte y emigración. Hablamos de **poblaciones abiertas** cuando nos referimos a las poblaciones en las que la se produce inmigración y/o emigración. A aquellas en las que no se producen movimientos de entrada y salida de individuos (o bien en las que ese movimiento no influye considerablemente en el crecimiento poblacional) se las denomina **poblaciones cerradas.**

En este capítulo, exploraremos el proceso del crecimiento poblacional en condiciones en las que la dinámica poblacional es una función solamente de los procesos demográficos relacionados con el nacimiento y la muerte: las condiciones en las que la población es «cerrada» (sin inmigraciones o emigraciones) o bien las tasas de inmigración y emigración son iguales. Posteriormente, en los Capítulos 11 y 12, dejaremos esta suposición a un lado para examinar cómo las interacciones en las subpoblaciones influyen a través del proceso de dispersión tanto en la dinámica de las poblaciones locales como también en la dinámica general de las metapoblaciones más grandes.

10.1 | El crecimiento poblacional refleja la diferencia entre las tasas de natalidad y mortalidad

Supongamos que debemos controlar una población de un organismo que tiene un ciclo vital muy simple, como por ejemplo, una población de hidra de agua dulce (véase el Apartado 8.1) que se cultiva en un acuario de laboratorio. Definimos al tamaño poblacional como N(*t*), que es función del tiempo. Supongamos que la población inicial es pequeña, por lo cual la provisión de alimentos en el acuario es muy superior a la necesaria para sustentar la población actual. ¿Cómo cambiará la población con el transcurso del tiempo?

Puesto que el ambiente del laboratorio no permite ninguna emigración ni inmigración, la población es cerrada. La cantidad de hidra aumentará como resultado de los nuevos «nacimientos» (recordemos que la hidra se reproduce asexualmente por gemación). Además, la población disminuirá como resultado de la muerte de alguna hidra. Dado que los procesos de nacimiento y muerte son continuos en esta población (no existe un período definido de nacimientos o muertes sincronizados), podemos representar la proporción de hidra que produce a un nuevo individuo por unidad de tiempo mediante la letra b y la proporción de hidra que muere por unidad de tiempo con la d. Si comenzamos con la hidra $\mathrm{N}(t)$ en el tiempo t, entonces para calcular la cantidad total de hidra que se reproduce durante el siguiente período, Δt, solo necesitamos multiplicar la proporción que se reproduce por unidad de tiempo por la cantidad total de hidra y la duración del período de tiempo: $bN(t)\Delta t$. Como cada hidra reproductora añadirá solamente un individuo a la población total, la cantidad de nacimientos es $\mathrm{B}(t) = b\mathrm{N}(t)\Delta t$. Obsérvese que B y N son funciones de tiempo (ya que cambian con el transcurso del tiempo), pero la tasa de natalidad per cápita b es una constante. Por esta razón, escribimos $B(t)$ y $N(t)$, pero simplemente b. La cantidad de muertes, $D(t)$ se calcula de manera similar, de modo que $D(t) = \mathrm{d}N(t)\Delta t$.

El tamaño poblacional en el siguiente período (Δt) sería entonces:

$$N(t + \Delta t) = N(t) + B(t) - D(t)$$

o

$$N(t + \Delta t) = N(t) + bN(t)\Delta t - \mathrm{d}N(t)\Delta t$$

El patrón resultante del tamaño poblacional como función de tiempo se muestra en la Figura 10.1

Podemos definir el cambio en la población con el intervalo de tiempo (Δt) reordenando la ecuación representada anteriormente. Primero, pasamos $N(t)$ hacia el lado izquierdo de la ecuación, y luego dividimos ambos lados por Δt:

$$\frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = bN(t) - \mathrm{d}N(t) = (b - d)N(t)$$

Si sustituimos ΔN por $[N(t + \Delta t) - N(t)]$, podemos reescribir la ecuación de la siguiente manera:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = (b - d)N(t)$$

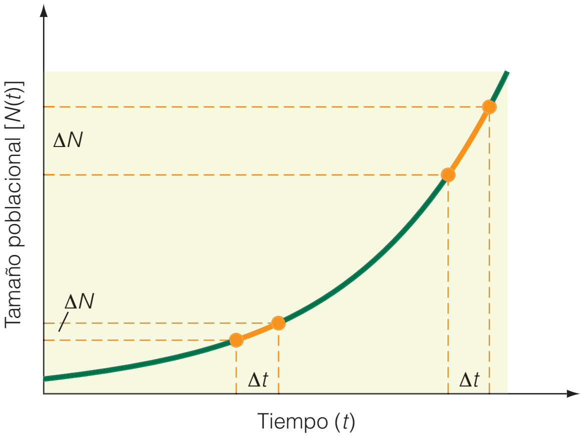


Figura 10.1 | Cambio en el tamaño poblacional de una población hipotética de hidra con el tiempo (línea verde). El cambio en el tamaño poblacional, Δ*N*, para un intervalo de tiempo dado, Δ*t*, difiere como una función de tiempo (*t*), de acuerdo con lo indicado por la pendiente de los segmentos de las líneas mostradas en naranja. (Véase QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para una revisión de las funciones.)

Obsérvese que el término del lado izquierdo de la ecuación define al cambio por unidad en el tamaño poblacional por cambio por unidad en tiempo, o la pendiente de la relación entre $N(t)$ y t (la «elevación» respecto del «período») presentada en la Figura 10.1. Dado que la relación entre $N(t)$ y t no es lineal (curva), la pendiente cambia como una función de tiempo, de tal modo que la tasa de cambio depende del intervalo de tiempo en el que se evalúa (Figura 10.1). Por esta razón, la tasa de cambio se describe mejor mediante la derivada (véase Cuantificando la ecología 10.1: Derivadas y ecuaciones diferenciales), escrita de la siguiente manera:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = (b - d)N$$

El término $\Delta N/\Delta t$ se reemplaza por $\mathrm{d}N/\mathrm{d}t$ para expresar que Δt se aproxima al valor de cero y la tasa de cambio es instantánea. Los valores de b y d representan a las tasas de natalidad y mortalidad (per cápita) instantáneas, y puesto que son constantes, podemos definir a $r = (b - d)$, y reescribir la ecuación para un crecimiento poblacional continuo de la siguiente manera:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN$$

El valor r es la tasa instantánea de crecimiento per cápita (a veces denominada la tasa intrínseca de crecimiento poblacional) y la ecuación resultante se menciona como el modelo del **crecimiento poblacional exponencial**.

El modelo de crecimiento exponencial ($\mathrm{d}N/\mathrm{d}t = rN$) pronostica la tasa de cambio poblacional con el transcurso del tiempo (Figura 10.2). Si deseamos definir la ecuación para pronosticar el tamaño poblacional, $N(t)$, en las condiciones

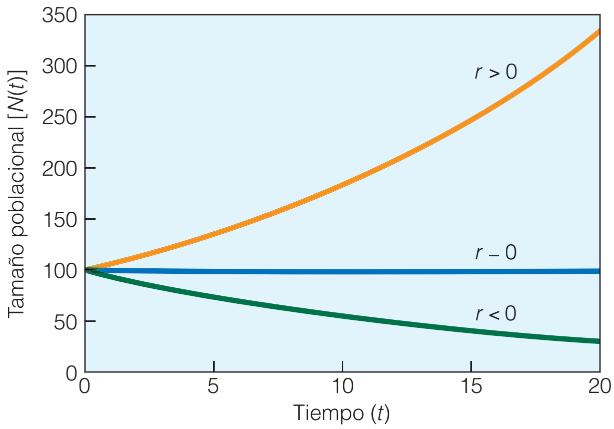


Figura 10.2 | Ejemplos de crecimiento exponencial bajo diferentes valores de r, la tasa instantánea de crecimiento per cápita. Cuando $r > 0$ ($b > d$), el tamaño poblacional aumenta exponencialmente, mientras que para los valores de $r < 0$ ($b < d$), existe una reducción exponencial. Cuando $r = 0$ ($b = d$), no existe en el transcurso del tiempo ningún cambio en el tamaño poblacional.

del crecimiento exponencial, es necesario integrar la ecuación diferencial presentada anteriormente. El resultado es el siguiente:

$$N(t) = N(0)e^{rt}$$

$N(0)$ es el tamaño poblacional inicial en $t = 0$, y e es la base de los logaritmos neperianos; su valor es aproximadamente 2,72. Para los lectores que tengan conocimientos de cálculos, la prueba se desarrolla en Cuantificando la ecología 10.2: Modelo exponencial del crecimiento poblacional.

Los ejemplos del crecimiento exponencial para diferentes valores de r se muestran en la Figura 10.2. Obsérvese que cuando $r = 0$, no existe ningún cambio en el tamaño poblacional. Para los valores de $r > 0$, la población aumenta exponencialmente, mientras que los valores de $r < 0$ resultan en una reducción exponencial en la población. El crecimiento exponencial da como resultado una tasa de aumento poblacional en continua aceleración (o una tasa de reducción en desaceleración) como función del tamaño poblacional (Figura 10.3).

El crecimiento exponencial es característico de las poblaciones que habitan en ambientes favorables a bajas densidades poblacionales, como por ejemplo durante el proceso de colonización y establecimiento en nuevos medios. Un ejemplo de una población sometida al crecimiento exponencial es el aumento de la manada de renos introducida en San Pablo, una de las Islas de Pribilof, Alaska (Figura 10.4). Introducida en San Pablo en 1910, la manada de renos se multiplicó rápidamente de 4 machos y 22 hembras a una manada de 2.000 en tan sólo 30 años. La *Grus americana* (grulla trompetera) es otro ejemplo de una población con crecimiento exponencial (Figura 10.5).

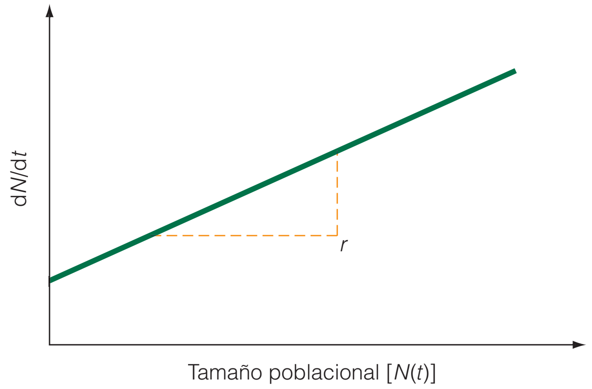


Figura 10.3 | Tasa de crecimiento poblacional (dN/dt) expresada como una función del tamaño poblacional [$N(t)$ para el modelo de crecimiento exponencial: $dN/dt = rN$. La tasa de crecimiento aumenta continuamente con $N(t)$. La pendiente de la línea, definida como $(dN/dt)/N(t)$, es la tasa instantánea de crecimiento poblacional, r.

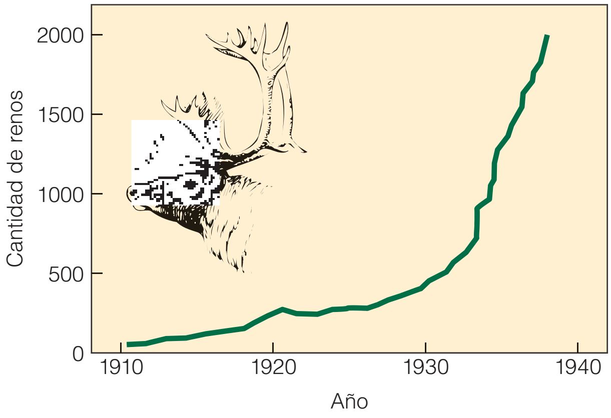


Figura 10.4 | Crecimiento exponencial de la manada de renos de San Pablo (*Rangifer tarandus*) tras su introducción en 1910. (Adaptado de Scheffer 1951.)

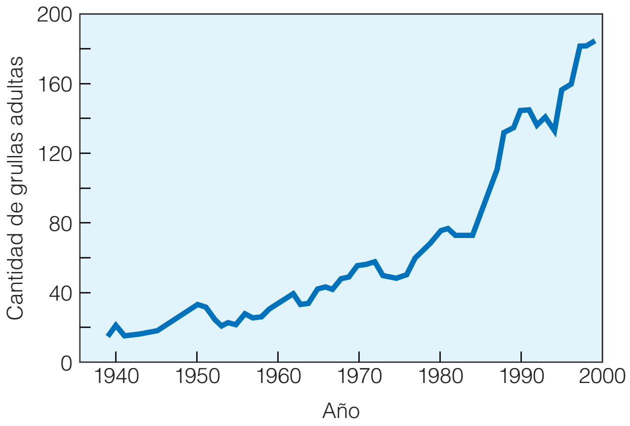


Figura 10.5 | Patrón del crecimiento poblacional exponencial de la grulla trompetera, una especie en peligro que se ha recuperado de una extinción cercana en 1941. Las estimaciones poblacionales se basan en un conteo anual de aves adultas en el Refugio Nacional de Vida Salvaje de Arkansas. (Datos de Binkley y Miller, 1983 y Cannon, 1996.)

Cuantificando la ecología 10.1 | Derivadas y ecuaciones diferenciales

x^2
Δz
$\sqrt{y}$

Supongamos que deseamos medir la tasa de cambio en una población ocurrido durante un transcurso de tiempo. Supongamos que la densidad poblacional, $N(t)$, es una función de tiempo lineal, t. El gráfico resultante será una línea recta, que puede ser similar a la de la Figura 1.

Seleccionemos dos puntos en el gráfico en $t = t_1$ y $t = t_2$. Entonces, denominamos a $\Delta t = t_2 - t_1$, como el «período» y a $\Delta N = N(t_2) - N(t_1)$ como la «elevación». La tasa de cambio poblacional ΔN durante el intervalo de tiempo Δt está dada por la pendiente de la línea (s), definida como la elevación por unidad de período:

$$s = \frac{\Delta N}{\Delta t}$$

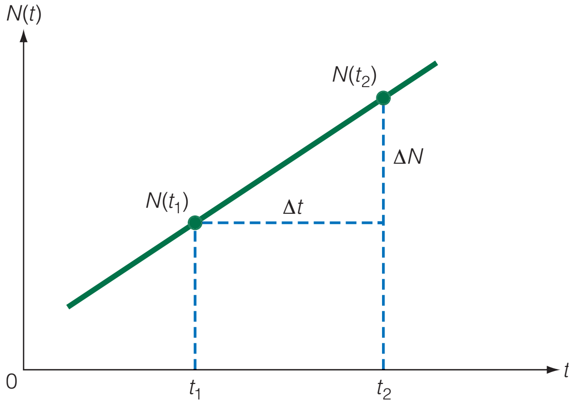


Figura 1

Si elegimos un par de puntos diferentes, entonces tendremos todavía el mismo valor de la curva (tasa de cambio poblacional), puesto que la pendiente de una función lineal (línea recta) no depende de t. Sin embargo, la pendiente de una función no lineal (curva) depende del valor de t (Figura 2).

Supongamos que mantenemos a t_1 constante y pasamos t_2 más cerca de t_1 (como en los gráficos (a) y (b) de la figura 2). A medida que lo hacemos, la pendiente (indicada por la línea de guiones naranja) variará, pero a medida que los dos puntos se acercan progresivamente, las pendientes variarán en cantidades cada vez más pequeñas y, de hecho, se aproximarán a un «valor limitante» constante. Cuando eso sucede (gráfico (c)), denominamos al valor limitante como la pendiente de la tangente hacia la curva en el punto t_1, o simplemente la pendiente de la curva en el punto t_1 (obsérvese que la tangente intersecta a la función en el punto $[N(t_1), t_1]$ solamente). Matemáticamente, podemos expresar este valor de la siguiente manera:

$$\text{pendiente en } t_1 = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{\Delta N}{\Delta t} = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{N(t_1 + \Delta t) - N(t_1)}{\Delta t}$$

La pendiente de la función $N(t)$ en t_1 se conoce como la derivada de $N(t)$, escrita como $\mathrm{d}N(t)/\mathrm{d}t$. De esta manera, la definición de la derivada es la siguiente:

$$\frac{\mathrm{d}N(t)}{\mathrm{d}t} = \lim_{\Delta t \to 0} \frac{N(t_1 + \Delta t) - N(t_1)}{\Delta t}$$

Esta especie está en peligro y al borde de la extinción. Se protegieron por primera vez en 1916 y, en 1941, quedaban sólo 15. La grulla trompetera se reproduce en los Territorios Noroccidentales de Canadá y migran para sobrevivir al invierno hacia la costa de Texas en el Refugio Nacional de Vida Salvaje de Arkansas. Los recuentos de la población total realizados desde 1938 nos dejaron los datos presentados en la Figura 10.5.

10.2 | Las tablas de vida proporcionan un patrón de mortalidad y supervivencia características de la edad

Tal y como mencionamos en el apartado anterior, el cambio en la abundancia poblacional a través del tiempo es una función de las tasas de natalidad y mortalidad, de acuerdo con lo representado por la tasa de crecimiento per cápita r. Pero, ¿de qué manera calculan los ecólogos la tasa de crecimiento per cápita? Para la población de la hidra, en la que todos los individuos se pueden tratar como idénticos, las tasas de natalidad y mortalidad para la población se calcularon contando la proporción de individuos en la población que daban a luz o que morían por unidad de tiempo. Luego, cuando las tasas de natalidad y mortalidad varían con la edad, se debe utilizar un enfoque diferente.

Con el objetivo de obtener una imagen clara y sistemática de la mortalidad y supervivencia de una población, los ecólogos utilizan un enfoque que comprende la construcción de tablas de vida. La **tabla de vida** consiste simplemente en una representación de la mortalidad específica para

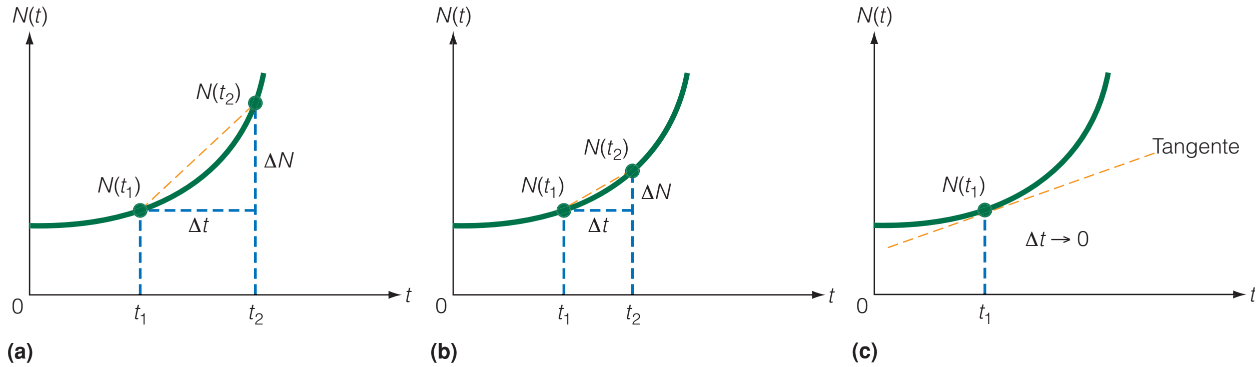


Figura 2

Es importante recordar que cuando la derivada de la función $N(t)$ se evalúa en el punto t, t se mantiene constante, mientras que Δt varía (se aproxima a cero).

Para los que no han realizado un curso sobre cálculos, este proceso de poner límites puede parecer confuso. En la práctica, podemos pensar que al hacer el intervalo de tiempo Δt tan pequeño que si lo reducimos más aun no tendrá un efecto observable en la pendiente de la tangente (como se muestra en la Figura 2), nuestra estimación de la tasa poblacional cambia.

Una ecuación en la que la derivada aparece sobre el lado izquierdo es una ecuación diferencial, como con el modelo exponencial del crecimiento poblacional: $dN/dt = rN$. Encontraremos muchos otros ejemplos de ecuaciones diferenciales en nuestras exposiciones sobre la dinámica poblacional en los Capítulos 11-15. ●

1. ¿Por qué interesa el tamaño del intervalo de tiempo (Δt) cuando se calcula la pendiente de una función no lineal (curva)?
2. ¿Qué errores surgirían en el cálculo de la tasa de crecimiento poblacional si el intervalo de tiempo (Δt) fuera demasiado grande, como en el gráfico (a) en la Figura 2?

Vaya a QUANTIFY it! en **www.ecologyplace.com** para practicar las ecuaciones diferenciales.

cada edad. La técnica fue desarrollada por primera vez por investigadores de poblaciones humanas y constituye la base para evaluar las tasas de mortalidad específicas de la edad para las empresas de seguros de vida. Sin embargo, los ecólogos poblacionales adoptaron esta técnica para examinar los patrones sistemáticos de mortalidad y supervivencia en las poblaciones animales y vegetales.

La construcción de una tabla de vida comienza con una **cohorte**, es decir, un grupo de individuos nacidos en el mismo período de tiempo. Por ejemplo, los datos presentados a continuación representan una cohorte de 530 ardillas grises (*Sciurus carolinensis*) de una población del noreste de Virginia Occidental que fue objeto de un estudio de diez años. El destino de estos 530 individuos fue investigado de forma individual y todos ellos habían muerto unos 6 años después. La primera columna de números, x, representa a la edad en unidades de años. La segunda columna, n_x, representa la cantidad de individuos de las cohortes originales que están vivos a la edad especificada (x).

x	n_x
0	530
1	159
2	80
3	48
4	21
5	5

De los 530 individuos originales (edad 0), solamente 159 sobrevivieron al año, mientras que de esos 159 individuos, solamente 80 sobrevivieron a los 2 años. Solamen-

Cuantificando la ecología 10.2 | Modelo exponencial del crecimiento poblacional

x^2
Δz
$\sqrt{y}$

Si deseamos predecir los cambios en el tamaño poblacional (N) en el transcurso del tiempo (t) con el modelo exponencial del crecimiento poblacional, primero es necesario integrar la ecuación diferencial presentada para el crecimiento poblacional instantáneo:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

El primer paso consiste en reunir los términos con N en ellos en el mismo lado de la ecuación:

$$\frac{dN}{N} = r\,dt$$

Luego, tomamos la integral de cada lado. La integral de $dN/N = \ln(N) + c_1$, donde c_1 es una constante de integración. La integral de $r\,dt = rt + c_2$, en donde c_2 es una constante de integración.

$$\ln N + c_1 = rt + c_2$$

Entonces, combinamos las constantes de integración en una única constante c. Entonces $c = c_2 - c_1$:

$$\ln N = rt + (c_2 - c_1) = rt + c$$

Posteriormente, tomamos cada lado de la ecuación y la elevación e a esa potencia, para deshacernos de los logaritmos:

$$e^{\ln N} = e^{rt+c}$$

Podemos ahora simplificar la ecuación aplicando las reglas de los exponentes:

$$N = e^c\, e^{rt}$$

Ahora necesitamos determinar qué significa e^c.

Obsérvese que dado que e y c son ambos constantes, también debe ser alguna constante, su valor no cambiará con el cambio del tiempo o el tamaño poblacional. Podemos resolver el valor de e^c en un tiempo específico. La solución más simple es para $t = 0$, el tiempo inicial cuando observamos nuestra población. El valor de N será $N(0)$. Resolveremos entonces la ecuación para $t = 0$ y obtendremos:

$$N(0) = e^c e^{r(0)} \text{ o } N(0) = e^c e^{(0)}$$

Dado que cualquier potencia elevada a la potencia 0 es 1:

$$N(0) = e^c$$

Entonces, e^c es el tamaño poblacional inicial.

Si ahora sustituimos $N(0)$ por e^c en la ecuación $N = e^c e^{rt}$ precedente y $N(t)$ por N a fin de indicar que se trata del tamaño poblacional en el tiempo t, la ecuación resultante es:

$$N(t) = N(0)\, e^{rt}$$

Esta ecuación se puede usar para predecir el tamaño poblacional para cualquier momento del futuro.●

1. ¿Por qué el establecimiento de $t = 0$ es la solución más simple para determinar el valor de e^c?
2. Para los lectores que hayan estudiado cálculo: ¿Qué está calculando realmente (en las Figuras 10.1 o 10.3) cuando integra la ecuación que representa al modelo de crecimiento exponencial: $dN/dt = rN$? Supongamos que $N(0)$ es el valor de $N(t)$ donde la curva intersecta al eje y.

---

te 5 individuos sobrevivieron a los 5 años, y ninguno de ellos sobrevivió a los 6 años (por eso no hay una clase de edad 6).

Es de práctica común en la construcción de tablas de vida expresar la cantidad de individuos que sobreviven a cualquier edad dada como una proporción del tamaño de la cohorte inicial. Este valor, representado mediante l_x, representa la probabilidad que tiene el individuo al nacer de sobrevivir hasta alguna edad concreta.

x	n_x	l_x
0	530	1,00
1	159	0,30
2	80	0,15
3	48	0,09
4	21	0,04
5	5	0,01

$n_0 / n_0 = 530 / 530$

$n_1 / n_0 = 159 / 530$

$n_2 / n_0 = 80 / 530$

La diferencia entre la cantidad de individuos vivos para cualquier clase de edad (n_x) y la siguiente clase de edad mayor (n_{x+1}) es la cantidad de individuos que murieron durante el intervalo de tiempo. Definimos a este valor como $\boldsymbol{d_x}$, que nos proporciona una medida de la mortalidad específica de la edad.

x	n_x	d_x
0	530	371
1	159	79
2	80	32
3	48	27
4	21	16
5	5	5

$n_0 - n_1 = 530 - 159$

$n_1 - n_2 = 159 - 80$

La cantidad de individuos que murieron durante cualquier intervalo de tiempo dado (d_x) dividido por la cantidad de individuos vivos al comienzo de ese intervalo (n_x) proporciona una tasa de mortalidad específica de la edad, q_x.

x	n_x	d_x	q_x
0	530	371	0,70
1	159	79	0,50
2	80	32	0,40
3	48	27	0,55
4	21	16	0,75
5	5	5	1,00

$d_0 / n_0 - 371 / 530$

$d_1 / n_1 = 79 / 159$

Se ha representado una tabla de vida completa para la cohorte de ardillas grises, que incluye todos los cálculos precedentes en la Tabla 10.1. Además, el cálculo de la esperanza de vida específica de la edad, e_x, es decir la cantidad promedio de años hacia el futuro que se espera que viva un individuo de cierta edad, se presenta en Cuantificando la ecología 10.3: Esperanza de Vida.

10.3 | Diferentes tipos de tablas de vida reflejan diferentes enfoques de las cohortes definitorias y estructuras de edades

Existen dos clases básicas de tablas de vida. El primer tipo es la **tabla de vida dinámica** o **de cohorte**. De este tipo es la tabla de vida de la ardilla gris presentada en la Tabla 10.1. Se sigue la suerte de un grupo de individuos nacidos en un momento dado desde el nacimiento hasta la muerte, por ejemplo, un grupo de individuos nacidos en el año 1955. Una modificación de la tabla de vida dinámica es la **tabla de vida dinámica compuesta**. Este enfoque construye una cohorte de individuos nacidos en varios períodos en lugar de solamente uno. Por ejemplo, podría seguirse la suerte de los individuos nacidos en 1955, 1956 y 1957.

El segundo tipo es la **tabla de vida específica en el tiempo**, que se construye realizando muestreos de la población de alguna manera para obtener una distribución de clases por edad durante un único período de tiempo. Si bien es mucho más fácil de construir, este tipo de tabla de vida exige presuponer varias cuestiones. En primer lugar, se presupone que se muestrea cada clase por edad en proporción a sus cantidades en la población. En segundo lugar, se debe presuponer que las tasas de mortalidad (y las tasas de natalidad) específicas de la edad han sido constantes en el tiempo.

Tabla 10.1 | Tabla de vida de la ardilla gris

x	n_x	l_x	d_x	q_x
0	530	1,0	371	0,7
1	159	0,3	79	0,5
2	80	0,15	32	0,4
3	48	0,09	27	0,55
4	21	0,04	16	0,75
5	5	0,01	5	1,0

La mayoría de las tablas de vida se han construido para especies de vertebrados longevos que tienen generaciones superpuestas (como por ejemplo los humanos). Muchas especies animales, especialmente los insectos, viven durante solamente una estación de cría. Puesto que sus generaciones no se superponen, todos los individuos pertenecen a la misma clase de edad. Podemos obtener los valores de n_x al observar una población natural varias veces durante su temporada anual, estimando el tamaño de la población cada una de esas veces. Para muchos insectos, se pueden obtener los valores de n_x mediante la estimación de la cantidad que sobrevive desde el huevo hasta el adulto. Si se registra el clima, la abundancia de depredadores y parásitos, y la aparición de enfermedades, también se puede estimar la muerte por diversas causas.

La Tabla 10.2 representa el destino de una cohorte de un conjunto de huevos de la mariposa lagarta. El intervalo de edad, o columna x, indica las etapas de los ciclos de vida, que son de desigual duración. La columna n_x indica la cantidad de sobrevivientes en cada etapa. La columna d_x muestra la cantidad de muertes para cada etapa.

Tabla 10.2 | Tabla de vida de una población dispersa de mariposa lagarta

x	n_x	l_x	d_x	q_x
Huevos	450	1,000	135	0,300
Estadios I-III	315	0,700	258	0,819
Estadios IV-VI	57	0,127	33	0,582
Prepupa	24	0,053	1	0,038
Pupa	23	0,051	7	0,029
Adultos	16	0,036	0	1,000

Fuente: R. W. Campbell, 1969.

Cuantificando la ecología 10.3 | *Esperanza de vida*

La mayoría de nosotros no estamos familiarizados con el concepto de tablas de vida. Sin embargo, casi todos hemos oído o leído oraciones como «La esperanza de vida media para un varón en los Estados Unidos es de 72 años». ¿Qué significa? ¿Qué es la esperanza de vida? La esperanza de vida (*e*) generalmente se refiere a la cantidad media de años que se espera que viva un individuo desde el momento de su nacimiento. Sin embargo, las tablas de vida se utilizan para calcular las esperanzas de vida específicas de la edad (e_x), o la cantidad media de años que un individuo de cierta edad se espera que viva en el futuro. Podemos utilizar la tabla de vida para la cohorte de ardillas grises hembras presentado en la Tabla 10.1 con el fin de examinar el proceso de calcular las esperanzas de vida específicas de la edad para una población.

El primer paso para estimar la e_x consiste en calcular L_x con la columna n_x de la tabla de vida. L_x es la cantidad media de individuos vivos durante el intervalo de edad x hasta $x + 1$. Se calcula como el promedio de n_x y n_{x+1}. Esta estimación supone que la mortalidad en cualquier clase de edad se distribuye uniformemente durante el año.

x	n_x	L_x
0	530	344,5
1	159	119,5
2	80	64,0
3	48	34,5
4	21	13,0
5	5	2,5

$= (n_0 + n_1) / 2 = (530 + 159) / 2 = 344{,}5$

$= (n_3 + n_4) / 2 = (80 + 48) / 2 = 64$

$= (n_5 + n_6) / 2 = (5 + 0) / 2 = 2{,}5$

A continuación, los valores de Lx se utilizan para calcular T_x, es decir el total de años vividos hacia el futuro por los individuos de la clase de edad x en la población. Este valor se calcula sumando los valores de L_x acumulativamente desde la base de la columna a la edad x.

$= L_0 + L_1 + L_2 + L_3 + L_4 + L_5$
$= 344{,}5 + 119{,}5 + 64 + 34{,}5 + 13 + 2{,}5 = 578$

x	L_x	T_x
0	344,5	578,0
1	119,5	233,5
2	64,0	114,0
3	34,5	50,0
4	13,0	15,5
5	2,5	2,5

$- L_4 + L_5 - 13 + 2{,}5 - 15{,}5$

$- L_5 - 2{,}5$

En el ejemplo de la ardilla gris, el valor de T_0 es 578. Ello significa que los 530 individuos en la cohorte vivieron un total de 578 años (algunos solamente 1 año, mientras otros vivieron hasta 5 años).

La esperanza de vida para cada clase de edad (e_x) se calcula entonces dividiendo el valor de T_x por el valor correspondiente de n_x. En otras palabras, se divide la cantidad total de años vividos hacia el futuro por los individuos de la edad x por la cantidad total de individuos en ese grupo de edad.

x	n_x	T_x	e_x
0	530	578,0	1,09
1	159	233,5	1,47
2	80	114,0	1,43
3	48	50,0	1,06
4	21	15,5	0,75
5	5	2,5	0,50

$= T_0 / n_0 = 578 / 530 = 1{,}09$

$= T_2 / n_2 = 114 / 80 = 1{,}43$

Obsérvese que la esperanza de vida cambia con la edad. De media, los individuos nacidos pueden esperar vivir solamente durante 1,09 años. Sin embargo, para los individuos que viven más de 1 año, la esperanza de vida aumenta a 1,47. La esperanza de vida se mantiene elevada para la clase de edad 2 y disminuye para el resto de las clases de edad. ●

1. ¿Por qué la esperanza de vida aumenta para los individuos que pasan el año de vida (1,47 en comparación con 1,09 para los individuos recién nacidos?
2. ¿Cuál tendría una mayor influencia sobre la esperanza de vida de un recién nacido (edad 0), una disminución del 20 por ciento en la tasa de mortalidad para los individuos de la case de edad 0 ($x = 0$) o una disminución del 20 por ciento en la tasa de mortalidad individuos de 4 de edad ($x = 4$)? ¿Por qué?

Ir a GRAPHit! en **www.ecologyplace.com** para aprender más acerca de los diagramas de las estructuras de edad.

En la demografía vegetal, la tabla de vida es más útil para el estudio de tres áreas: (1) mortalidad y supervivencia de las plántulas, (2) dinámica poblacional de los vegetales perennes marcados como plántulas y (3) ciclos de vida de los vegetales anuales. Un ejemplo del tercer tipo lo constituye la Tabla 10.3, que muestra una tabla de vida para la uva de gato (*Sedum smallii*). El período de la formación de la semilla es el punto inicial en el ciclo de vida. La columna l_x

Tabla 10.3 | Tabla de vida para una población natural de *Sedum smallii*

x	l_x	d_x	q_x
Semilla producida	1,000	0,16	0,160
Disponibles	0,840	0,630	0,750
Germinadas	0,210	0,177	0,843
Establecidas	0,033	0,009	0,273
Rosetas	0,024	0,010	0,417
Plantas maduras	0,014	0,014	1,000

Fuente: Datos de Sharitz y McCormick, 1973.

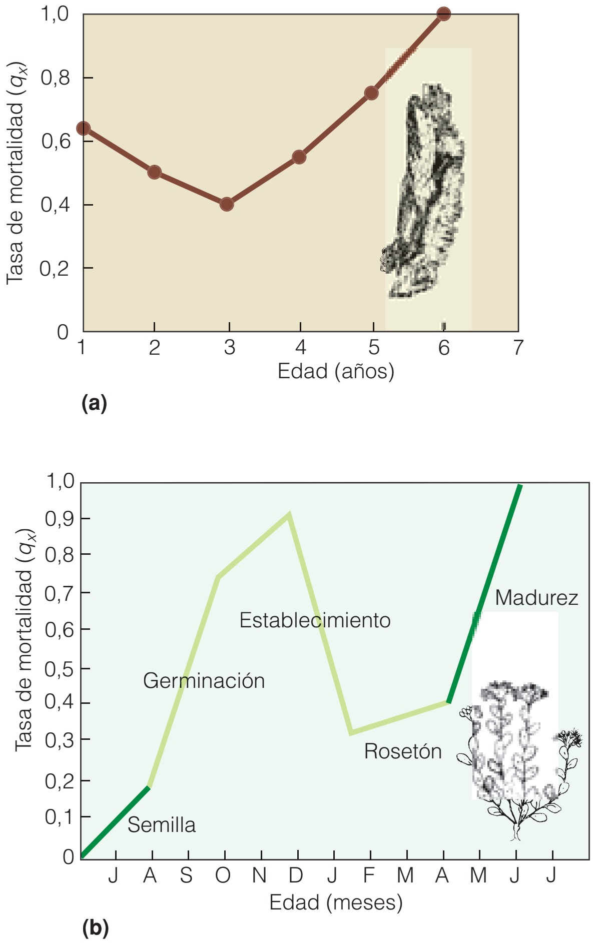


Figura 10.6 | Ejemplos de curvas de mortalidad para **(a)** la población de ardillas grises sobre la base de la Tabla 10.1, y **(b)** *Sedum smallii* sobre la base de la Tabla 10.3.

indica la proporción de vegetales vivos al comienzo de cada etapa y la columna d_x, la proporción que muere, en vez de la cantidad real de individuos (como se hacía en los otros ejemplos).

10.4 | Las tablas de vida proporcionan datos para las curvas de mortalidad y supervivencia

Podemos presentar gráficamente los datos de la tabla de vida de dos maneras: una curva de mortalidad en base a la columna q_x y una curva de supervivencia en base a la columna l_x. Una curva de mortalidad representa las tasas de mortalidad en términos de q_x frente a la edad. En la Figura 10.6, se muestran las curvas de mortalidad para las tablas de vida presentadas en la Tabla 10.1 (ardilla gris) y en la Tabla 10.3 (*S. smallii*). Para el cohorte de ardillas grises (Figura 10.6a), la curva comprende dos partes: una fase juvenil, en la que la tasa de mortalidad es elevada y una fase posjuvenil, en la que la tasa disminuye con la edad hasta que la mortalidad alcanza algún valor bajo, para aumentar luego nuevamente. Para los vegetales, la curva de mortalidad puede suponer distintos patrones, según si se trata de un vegetal anual o perenne y el modo en el que expresamos la estructura de edad. Las tasas de mortalidad para la población de *Sedum* (Figura 10.6b) son elevadas, y se reducen una vez establecidas las plántulas.

Las curvas de supervivencia se representan con la l_x de la tabla de vida frente al tiempo o la clase de edad (x). El intervalo de tiempo se encuentra en el eje horizontal y la supervivencia, sobre el eje vertical. La supervivencia (l_x) está representada sobre una escala de $\log_{10}$. Las curvas de supervivencia para las tablas de vida presentadas en la Tabla 10.1 (ardilla gris) y en la Tabla 10.3 (*S. smallii*) se muestran en la Figura 10.7.

Las tablas de vida y las curvas de supervivencia se basan en los datos obtenidos de una población de las especies en un tiempo particular y bajo ciertas condiciones ambientales. Son como fotos instantáneas. Por esta razón, las curvas de supervivencia resultan útiles para comparar un instante, área o sexo con otro (Figura 10.8).

Las curvas de supervivencia se dividen en tres tipos generales (Figura 10.9). Cuando los individuos tienden a vivir hasta el final de su esperanza de vida fisiológica, la tasa de supervivencia es elevada durante su vida seguida de una fuerte mortalidad al final. Con este tipo de patrón de supervivencia, la curva es marcadamente convexa, o tipo I. Esta curva es típica de los humanos y otros mamíferos y también se ha demostrado para algunas especies vegetales. Si las tasas de supervivencia no varían con la edad, la curva de supervivencia será recta, o del tipo II. Esto es característico de las aves adultas, roedores y reptiles, así como también en los vegetales perennes. Si las tasas de mortalidad son extremadamente elevadas a comienzos de la vida, como en las ostras, peces, muchos invertebrados y muchas especies vegetales, incluso en la mayoría de los árboles, la curva es cóncava o del

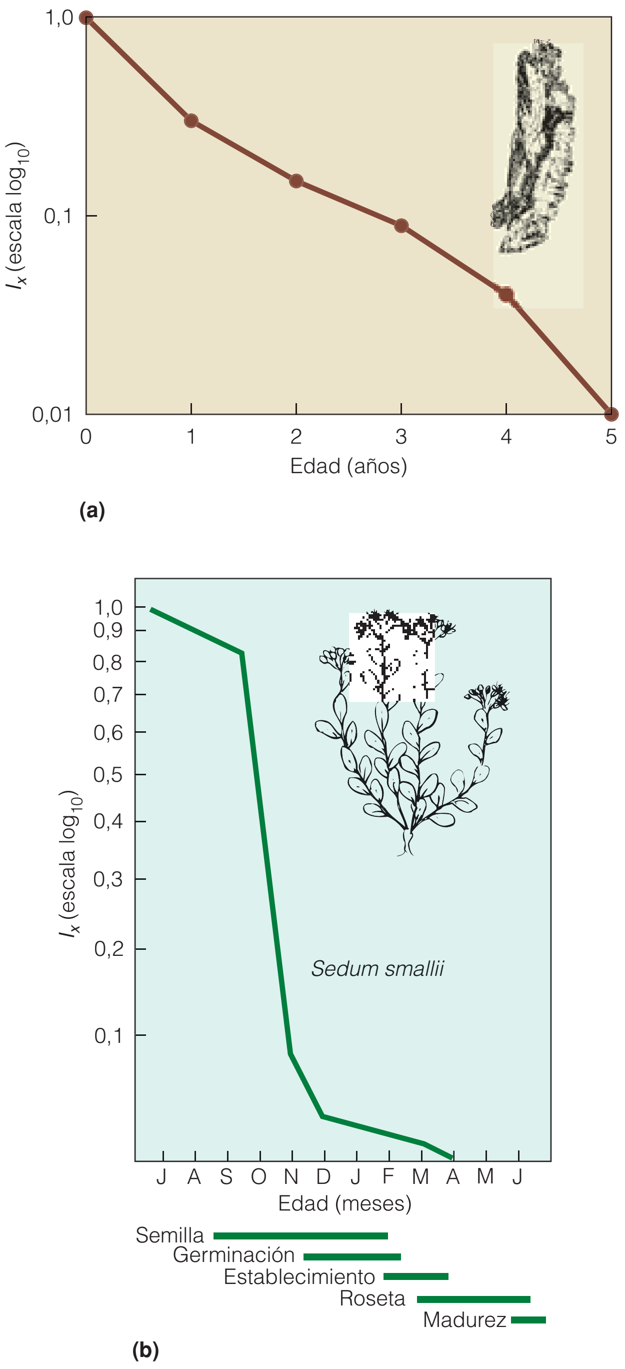


Figura 10.7 | Curva de supervivencia para **(a)** la ardilla gris sobre la base de la Tabla 10.1 y **(b)** *Sedum smallii* sobre la base de la Tabla 10.3.

tipo III. Estas curvas de supervivencia generales son modelos idealizados con los que se puede comparar la supervivencia de una especie. Numerosas curvas de supervivencia muestran formas intermedias entre los modelos presentados (Figura 10.10).

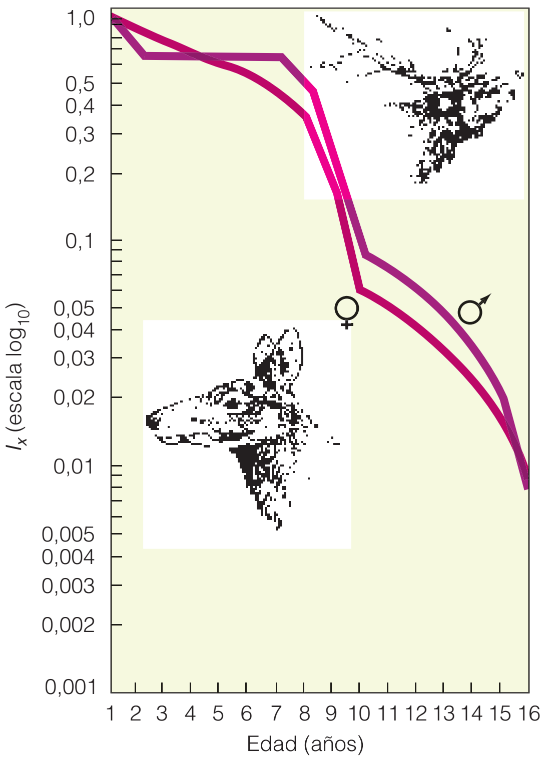


Figura 10.8 | Comparación de las curvas de supervivencia para el ciervo europeo (*Cervus elaphus*) hembra y macho. (Adaptado de Lowe 1969.)

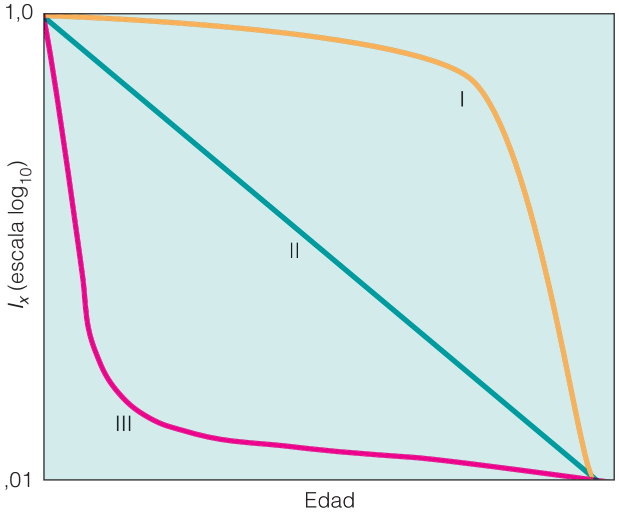


Figura 10.9 | Los tres tipos básicos de curvas de supervivencia.

10.5 | La tasa de natalidad es específica de la edad

Es una convención estándar para los demógrafos expresar las tasas de natalidad como número de nacimientos por ca-

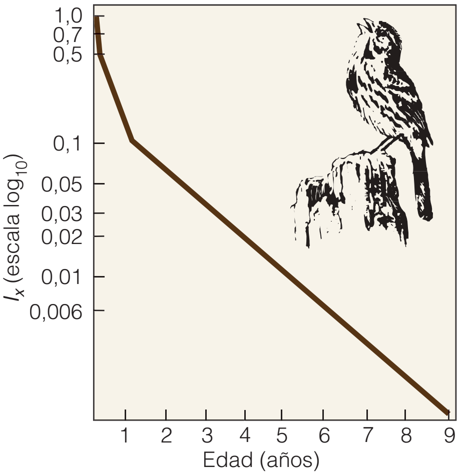


Figura 10.10 | Curva de supervivencia para el gorrión cantor (*Melospiza melodia)*. La curva es típica de las aves. Después de un período de elevada mortalidad juvenil (tipo III), la curva se vuelve lineal (tipo II). (Adaptado de Johnson 1956.)

da 1000 individuos de población y por unidad de tiempo. Esta cantidad se obtiene dividiendo el número de nacimientos durante algún período de tiempo (generalmente un año) por el tamaño poblacional estimado al comienzo de ese período y multiplicando el número resultante por 1000. Esta cantidad es la **tasa de natalidad absoluta**.

Esta estimación de la tasa de natalidad se puede mejorar tomando en cuenta dos factores importantes. En primer lugar, en una población que se reproduce sexualmente (no hermafroditas; véase el Apartado 8.2), solamente las hembras de la población dan a luz. En segundo lugar, la tasa de natalidad de las hembras generalmente varía con la edad. Por lo tanto, un mejor modo de expresar la tasa de natalidad es la cantidad de nacimientos por hembra de edad x. En virtud de que el aumento poblacional es una función de la reproducción de las hembras, la tasa de natalidad específica de la edad puede modificarse adicionalmente determinando solamente la cantidad promedio de hembras nacidas de una hembra en cada grupo de edad, b_x. La tabla de **las tasas de natalidad específicas de la edad** para la población de ardillas grises utilizada para construir la tabla de vida (Tabla 10.1) se presenta a continuación.

x	b_x
0	0
1	2
2	3
3	3
4	2
5	0
Σ	10

A la edad 0, las hembras no producen ninguna cría, por ende, el valor de b_x es 0. La cantidad promedio de progenie hembra producida por una hembra de 1 año de edad es 2. para las hembras de 2 y 3 años, el valor de b_x aumenta a 3, luego disminuye a 2 a la edad de 4. Para los 5 años, las hembras ya no se reproducen, por lo cual el valor de b_x es 0.

La suma (representada por la letra griega Sigma, Σ) de los valores de b_x en todas las clases de edad provee una estimación de la cantidad promedio de la progenie nacida de una hembra durante su vida, denominada **tasa bruta de reproducción**. En el ejemplo de la población de ardillas presentada anteriormente, la tasa bruta de reproducción es de 10. Sin embargo, este valor supone que una hembra sobrevive hasta la edad máxima de 5 años. Lo que realmente necesitamos es una medida de la tasa neta de reproducción que incorpora no solamente la tasa de natalidad específica de la edad sino también la probabilidad de supervivencia de una hembra a cualquier edad específica.

10.6 | La tasa de natalidad y la supervivencia determinan la tasa de reproducción neta

Podemos utilizar a la población de ardillas grises como base para la construcción de una tabla de fecundidad o fertilidad (Tabla 10.4). La **tabla de fecundidad** utiliza la columna de supervivencia, l_x, de la tabla de vida junto con las tasas de natalidad específicas de la edad (b_x) descritas anteriormente. Si bien b_x puede aumentar inicialmente con la edad, la supervivencia (l_x) en cada clase de edad se reduce. A los efectos de ajustar la mortalidad, multiplicamos los valores de b_x por la l_x correspondiente, es decir los valores de supervivencia. El valor resultante, l_xb_x, proporciona la cantidad media de hembras nacidas en cada grupo de edad ajustada para la supervivencia.

De esta manera, para las hembras de 1 año de edad, el valor de b_x es 2; pero cuando se ajusta para la supervivencia (l_x), el valor cae a 0,6. Para la edad 2, b_x es 3, pero l_xb_x cae a 0,45, que refleja una pobre supervivencia de las hembras adultas. Los valores de l_xb_x se suman para todas las edades

Tabla 10.4 | **Tabla de fecundidad de la ardilla gris**

x	l_x	b_x	l_xb_x
0	1,0	0,0	0,00
1	0,3	2,0	0,60
2	0,15	3,0	0,45
3	0,09	3,0	0,27
4	0,04	2,0	0,08
5	0,01	0,0	0,00
Σ		10,0	1,40

en las que se produce la reproducción. El resultado representa la **tasa reproductiva neta**, $\boldsymbol{R_0}$, definida como la cantidad promedio de hembras que quedarán durante una vida de una hembra recién nacida Si el valor de R_0 es inferior a 1, las hembras no se están reemplazando. Si el valor es superior a 1, las hembras se están más que reemplazando así mismas. Para la ardilla gris, un valor R_0 de 1,4 sugiere una población creciente de hembras. Obsérvese la diferencia significativa entre las tasas reproductivas absoluta y neta (10 y 1,4, respectivamente). La diferencia refleja el hecho de que solamente una pequeña proporción de hembras nacidas sobrevivirán a la edad máxima y producirán una progenie de 10 hembras.

Dado que el valor de R_0 es una función de los patrones de natalidad y supervivencia específicos de la edad, es un producto de las características del ciclo vital expuestas en el Capítulo 8: la destinación a la reproducción, el tiempo de reproducción, el balance entre el tamaño y la cantidad de progenie producida, y el grado de cuidado paterno o materno. La tasa neta reproductiva (R_0) provee, por ende, un medio para evaluar tanto al individuo (aptitud física) como a las consecuencias de las características del ciclo vital específico.

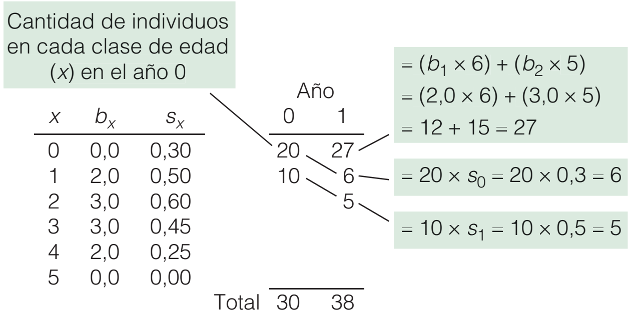
10.7 | Las tasas de natalidad y mortalidad específicas de la edad se pueden utilizar para proyectar el crecimiento poblacional

Las tasas de mortalidad específicas de la edad (q_x) de la tabla de vida junto con las tasas de natalidad específicas de la edad (b_x) de la tabla de fecundidad se pueden combinar para proyectar los cambios futuros en la población. Con el fin de simplificar el proceso, los valores de la mortalidad específica de la edad se convierten a la supervivencia específica de la edad. Si q_x es la proporción de individuos vivos al comienzo de una clase de edad que mueren antes de llegar a la siguiente clase de edad, entonces $1 - q_x$ es la proporción que sobrevive a la siguiente clase de edad (Tabla 10.5); nombrada como s_x. Con los valores específicos de la edad de s_x y b_x, se puede proyectar el crecimiento de una población mediante la construcción de una tabla de proyección poblacional.

Ilustraremos la construcción de **una tabla de proyección poblacional** con los datos de la Tabla 10.5 y de una población hipotética de ardillas introducida en un bosque de robles desocupado. Dado que las hembras forman unidades reproductivas de la población, seguimos solamente a las hembras en la construcción de la tabla. El año de establecimiento se denominará año 0. La población de ardillas hembras introducidas comprende a 20 jóvenes (edad 0) y 10 adultas (edad 1), que da una población total de $N(0) = 30$. La tabla de tasas de natalidad específicas de la edad (b_x), las tasas de supervivencia (s_x), y la cantidad de hembras en cada clase de edad (x) en el año 0 se presentan a continuación. Estos valores se pueden utilizar ahora para proyectar la población en el año 1.

Tabla 10.5 | Tasas de naalidad y supervivencia específica de la edad para la población de ardillas

x	l_x	q_x	s_x	b_x
0	1,0	0,7	0,03	0,0
1	0,3	0,5	0,05	2,0
2	0,15	0,4	0,6	3,0
3	0,09	0,55	0,45	3,0
4	0,04	0,75	0,25	2,0
5	0,01	1,0	0,0	0,0



No todas las ardillas en la población inicial (año 0) sobrevivirán al año siguiente (año 1). La supervivencia de estos dos grupos de edad se obtiene multiplicando la cantidad de cada una por el valor de s_x. Dado que el s_x de las hembras de 1 año de edad es de 0,5, sabemos que 5 individuos ($10 \times 0{,}5 = 5$) sobreviven al año y llegan a los 2 años. El valor de la edad 0 es 0,3, de manera que solamente 6 de las 20 hembras menores a 1 año de edad en el año 0 sobreviven ($20 \times 0{,}3 = 6$) al año y cumplen 1 año. En el año 1, tenemos ahora seis de 1 año de edad y las cinco de 2 años de edad, y ambas clases de edad reproduciéndose. El valor de b_x de las seis de 1 año de edad es 2, de manera que producen 12 crías. Las cinco de 2 años de edad tienen un valor b_x de 2, de modo que producen 15 crías. Las dos clases juntas producen 27 crías de 1 año, que ahora conforman la clase de edad 0. La población total para el año 1, $N(1)$, es de 38. La supervivencia y la fecundidad se determinan de manera similar para cada año siguiente (Tabla 10.6). La supervivencia se tabula año por año diagonalmente hacia abajo de la tabla hasta la derecha a través de los años, mientras que cada año se agregan nuevos individuos a la clase 0.

Tabla 10.6 | **Tabla de proyección poblacional, población de ardillas**

	Año (t)										
Edad	**0**	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**
0	20	27	34,1	40,71	48,21	58,37	70,31	84,8	101,86	122,88	148,06
1	10	6	8,1	10,23	12,05	14,46	17,51	21,0	25,44	30,56	36,86
2	0	5	3,0	4,05	5,1	6,03	7,23	8,7	10,50	12,72	15,28
3	0	0	3,0	1,8	2,43	3,06	3,62	4,4	5,22	6,30	7,63
4	0	0	0	1,35	0,81	1,09	1,38	1,6	1,94	2,35	2,83
5	0	0	0	0	0,33	0,20	0,27	0,35	0,40	0,49	0,59
$N(t)$ Total	30	38	48,2	58,14	68,93	83,21	100,32	120,85	145,36	175,30	211,25
Lambda	λ	1,27	1,27	1,21	1,19	1,21	1,20	1,20	1,20	1,20	1,20

A partir de esa tabla de proyección de la población, podemos calcular la **distribución en clases de edad** para cada año siguiente (véase el Apartado 9.5), la proporción de individuos en las diversas clases de edad para cualquier año, dividiendo la cantidad en cada clase de edad (x) por el tamaño poblacional total para ese año $[N(t)_x]$. Al comparar la distribución en clases de edad de la población de ardillas a través del tiempo presentada en la Tabla 10.7, observamos que la población logra una **distribución estable en clases de edad** o sin cambios para el año 7. A partir de ese año en adelante, las proporciones de cada grupo en la población permanece igual año tras año, aunque la población $[N(t)]$ aumente.

Una información adicional que puede derivar de la tabla de proyección poblacional mostrada en la Tabla 10.6 es una estimación del crecimiento poblacional. Al dividir la cantidad total de individuos en el año $t + 1$, $N(t + 1)$, por la cantidad total de individuos en el año anterior, $N(t)$, es posible llegar a la tasa de multiplicación finita, λ (letra griega lambda), para cada período de tiempo.

$$\frac{N(t+1)}{N(t)} = \lambda$$

Se calculó λ para cada intervalo de tiempo y se muestra en la base de cada columna (año) en la Tabla 10.6. Obsérvese que, inicialmente, λ varía con los años. Una vez que la población ha logrado una distribución estable de las clases de edad, sin embargo, el valor de λ permanece constante. Los valores de λ superiores a 1,0 indican que se trata de una población en crecimiento, mientras que los valores inferiores a 1,0 indican que es una población que va disminuyendo. Un valor de $\lambda = 1{,}0$ indica que el tamaño de población es estable, es decir que no aumenta ni disminuye con el tiempo.

La tabla de proyección poblacional demuestra dos conceptos importantes del crecimiento de la población. El primero, la tasa del crecimiento poblacional, de acuerdo con lo estimado por λ, es una función de las tasas de supervivencia específicas de la edad (s_x) y de natalidad específicas de la edad (b_x) y, el segundo, la tasa constante de aumento de la población año tras año y la distribución estable de las clases de edad son el resultado de las tasas de supervivencia y natalidad para cada clase de edad que son constantes con el tiempo.

Dada una distribución estable de las clases de edad en la que λ no varía, λ puede utilizarse como un multiplicador

Tabla 10.7 | **Aproximación de la distribución estable en clases de edad. Población de ardillas**

	Proporción en cada clase de edad por año										
Edad	**0**	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**
0	,67	,71	,71	,71	,69	,70	,70	,70	,70	,70	,70
1	,33	,16	,17	,17	,20	,17	,17	,18	,18	,18	,18
2		,13	,06	,07	,06	,07	,07	,07	,07	,07	,07
3			,06	,03	,03	,04	,04	,03	,03	,03	,03
4				,02	,01	,01	,01	,01	,01	,01	,01
5					,01	,01	,01	,01	,01	,01	,01

para proyectar el tamaño poblacional multiplicando ambos lados de la ecuación para λ mostrada precedentemente por el tamaño poblacional actual, $N(t)$:

$$N(t+1) = N(t)\lambda$$

Podemos predecir el tamaño poblacional en el año 1 multiplicando el tamaño poblacional inicial $N(0)$ por λ, y para el año 2, multiplicando $N(1)$ por λ:

$$N(1) = N(0)\lambda$$
$$\mathrm{N}(2) = \mathrm{N}(1)\lambda$$

Obsérvese que al sustituir $N(0)\lambda$ por $N(1)$ (véase arriba), podemos reescribir la ecuación, prediciendo $N(2)$ de la siguiente manera:

$$N(2) = [N(0)\lambda]\lambda = N(0)\lambda^2$$

De hecho, podemos utilizar λ para proyectar la población en cualquier año futuro con la siguiente forma general de la relación desarrollada precedentemente:

$$N(t) = N(0)\lambda^t$$

Para nuestra población de ardillas, podemos multiplicar el tamaño poblacional para el año 0, $N(0) = 30$, por $\lambda = 1{,}20$, el valor derivado de la tabla de proyección poblacional, para obtener el tamaño poblacional de 36 para el año 1. Si multiplicamos de nuevo 36 por 1,20, o el tamaño de la población inicial 30 por λ^2 $(1{,}20)^2$, obtenemos un tamaño poblacional de 43 para el año 2; y si multiplicamos el tamaño poblacional inicial de 30 por λ^{10}, llegamos a un tamaño de población de 186 para el año 10 (Figura 10.11). Estos tamaños poblacionales no se corresponden exactamente con los tamaños poblacionales calculados en la tabla de proyección poblacional puesto que λ fluctúa por encima y por debajo del valor posible alcanzado en la distribución estable para las clases de edad. Solamente después de que la población logra una distribución estable en relación a las clases de edad, el valor λ de 1,20 sí proyecta el tamaño poblacional futuro.

La ecuación $N(\mathrm{t}) = N(0)\lambda^{\mathrm{t}}$ describe a un patrón del crecimiento poblacional (Figura 10.11) similar al presentado para el modelo de crecimiento exponencial desarrollado en el Apartado 10.1. Cuando se describe en intervalos de tiempo separados, el patrón de crecimiento se denomina **crecimiento poblacional geométrico**. En este ejemplo, el intervalo de tiempo (Δt) es de 1 año, el intervalo (x) utilizado en la construcción de las tablas de vida y de fecundidad de donde deriva λ.

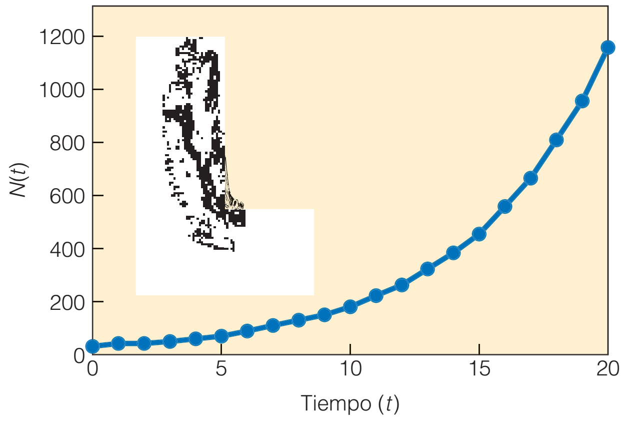


Figura 10.11 | El cambio en el tamaño poblacional [$N(t)$] con el tiempo para la población de ardillas grises está representado en la Tabla 10.1. Las estimaciones poblacionales se basan en el modelo separado de crecimiento poblacional geométrico [$N(t) – N(0)\lambda^t$], con una densidad de la población inicial [$N(0)$] de 30 y un multiplicador de crecimiento finito de $\lambda = 1{,}2$ de la tabla de proyección poblacional (Tabla 10.6).

Obsérvese que la ecuación que predice el tamaño poblacional a través del tiempo con el uso del multiplicador de crecimiento finito λ es similar a la ecuación correspondiente que describe las condiciones del crecimiento exponencial desarrollado en el Apartado 10.1:

$$N(t) = N(0)\lambda^t \quad \text{(crecimiento poblacional geométrico)}$$
$$N(t) = N(0)e^{rt} \quad \text{(crecimiento poblacional exponencial)}$$

De hecho, las dos ecuaciones (finita y continua) ilustran la relación entre λ y r:

$$\lambda = e^r \text{ o } r = \ln \lambda$$

Para la población de ardillas grises, podemos calcular el valor de $r = \ln(1{,}20)$, o 0,18.

A diferencia del cálculo original de r para la población de hidras en el Apartado 10.1, esta estimación de la tasa de crecimiento poblacional per cápita no presupone que todos los individuos de la población sean idénticos. Se extrae de λ, que, como hemos visto, es una estimación del crecimiento poblacional basada en los patrones de natalidad y mortalidad específicos de la edad para la población. Sin embargo, esta estimación sí presupone que las tasas de natalidad y mortalidad específicas de la edad para la población son constantes; es decir que no cambian con el tiempo. Es esta presunción la que hace que la población converja sobre una distribución estable de clases en edades y un valor constante de λ.

Los modelos geométricos y exponenciales desarrollados de esta manera proporcionan un marco de trabajo teórico importante para comprender los procesos demográficos que rigen la dinámica de las poblaciones. No obstante, la naturaleza no es constante y ambos procesos sistemático y estocástico (aleatorio), internos (demográficos) como externos (ambientales) pueden influir en la dinámica poblacional.

10.8 | Los procesos estocásticos pueden influir en la dinámica poblacional

Hasta aquí, hemos considerado al crecimiento poblacional como un proceso determinista. Puesto que las tasas de natalidad y mortalidad se suponen constantes, para un conjunto dado de condiciones iniciales (valores de r o λ, y $N(0)$), ambos modelos exponencial y logístico del crecimiento poblacional pronosticarán solamente un resultado exacto. Recordemos, sin embargo, que los valores de natalidad y mortalidad específicos de la edad en las tablas de vida y fecundidad (Tablas 10.1 y 10.4) representan probabilidades y promedios derivados de la cohorte o población en estudio. Por ejemplo, los valores de b_x son la cantidad promedio de hembras producidas por una hembra de ese grupo de edad. Para las hembras de 1 año de edad, el valor promedio es 2,0. Sin embargo, algunas ardillas hembras en esta clase de edad pueden haber dado a luz a cuatro crías hembras, mientras que otras quizá no hayan tenido ninguna (véase Cuantificando la ecología 2.1: Estadística descriptiva). Lo mismo ocurre con las tasas de supervivencia específicas de la edad (s_x), que representan la probabilidad de una hembra de esa edad de que sobreviva a la siguiente clase de edad. Por ejemplo, en la Tabla 10.5, la probabilidad de supervivencia para una ardilla gris hembra de 1 año de edad es de 0,5, la misma probabilidad de que salga cara o cruz en una moneda. Si bien la supervivencia (y la mortalidad) se expresan como probabilidad, para cada individuo es un hecho separado, se sobrevive al siguiente año o no, al igual que el resultado de una sola apuesta de cara o cruz de una moneda. Si apostamos a una moneda 10 veces, no obstante, esperamos obtener de media un resultado de cinco caras y cinco cruces. Eso es lo que suponemos cuando multiplicamos la probabilidad de supervivencia (0,5) por la cantidad de hembras en una clase de edad (10) para calcular la cantidad de sobrevivientes para el año siguiente (5) en la Tabla 10.6. Pero cada resultado individual en las 10 apuestas de la moneda es independiente, y existe una posibilidad de obtener seis cruces y cuatro caras (probabilidad $p = 0{,}2051$) o incluso cero caras y 10 cruces ($p = 9{,}765 \times 10^{-4}$). Lo mismo es verdadero para la probabilidad de supervivencia cuando se aplica individuos de una clase de edad específica. La comprensión de que la dinámica poblacional representa el resultado combinado de muchas probabilidades individuales ha conducido al desarrollo de modelos probabilistas o estocásticos del crecimiento poblacional. Estos modelos permiten que las tasas de natalidad y mortalidad varíen alrededor de una estimación media representada por los valores de b_x y s_x.

Las variaciones estocásticas (o aleatorias) en las tasas de natalidad y mortalidad que se producen en las poblaciones año tras año se denominan **estocasticidad demográfica** y hacen que las poblaciones se desvíen de las predicciones de crecimiento poblacional basadas en los modelos deterministas discutidos en este capítulo.

Además de la estocasticidad demográfica, las variaciones aleatorias en el ambiente, como las variaciones anuales en el clima (temperatura y precipitación) o el suceso de catástrofes naturales como incendios, inundaciones y sequías, pueden influir directamente en las tasas de natalidad y mortalidad en la población. A esta variación se le denomina **estocasticidad ambiental**.

10.9 | Varios factores pueden conducir a la extinción de la población

Cuando las muertes exceden a los nacimientos, las poblaciones se reducen: R_0 pasa a ser inferior a 1,0; r se torna negativo. A menos que la población pueda cambiar esta tendencia, puede volverse tan baja que disminuirá hasta producirse la extinción (Figura 10.2).

Varios factores pueden conducir a la extinción de una población. Los sucesos ambientales extremos, tales como sequías, inundaciones, o casos de temperatura extrema (calor o frío), pueden funcionar para aumentar las tasas de mortalidad y reducir el tamaño poblacional. En caso de que las condiciones ambientales excedieran los límites de tolerancia para la especie (véase el Apartado 2.9, Figura 2.17), el suceso podría conducir a la extinción.

Una escasez severa de recursos, causada ya sea por extremos ambientales (como los mencionados anteriormente) o por la sobreexplotación, podría provocar una reducción grave de la población y una posible extinción, si la base de los recursos no se recuperara a tiempo a los efectos de permitir una adecuada reproducción de los supervivientes. En el ejemplo del crecimiento exponencial en la población de renos introducidos en San Pablo en 1910 (Figura 10.4), la manada de renos pastó tan intensamente que la manada disminuyó abruptamente de más de 2000 en 1938 a 8 animales en 1950 (Figura 10.12). Esta reducción produjo una curva típica de una población que sobreexplota los recursos del entorno. El crecimiento se detiene de golpe y disminuye de manera pronunciada debido al deterioro ambiental. Desde un punto bajo, la población se puede recuperar para someterse a otra fase de crecimiento exponencial o puede reducirse hasta la extinción.

Cuando se introduce una nueva especie en un ecosistema, ya sea a través del proceso natural de inmigración (véase el Apartado 9.5) o de la actividad de los humanos (véase Cuestiones de ecología: Dispersión asistida por humanos, en el Capítulo 9), las interacciones resultantes con las especies de la comunidad, con frecuencia, pueden ser perjudiciales. La introducción de un nuevo depredador, competidor, o parásito (enfermedad) puede tener un efecto devastador sobre la población de estudio (véase la Quinta Parte: Interacciones entre las especies).

Una de las causas principales de las extinciones de las poblaciones actuales es la pérdida del hábitat en manos de

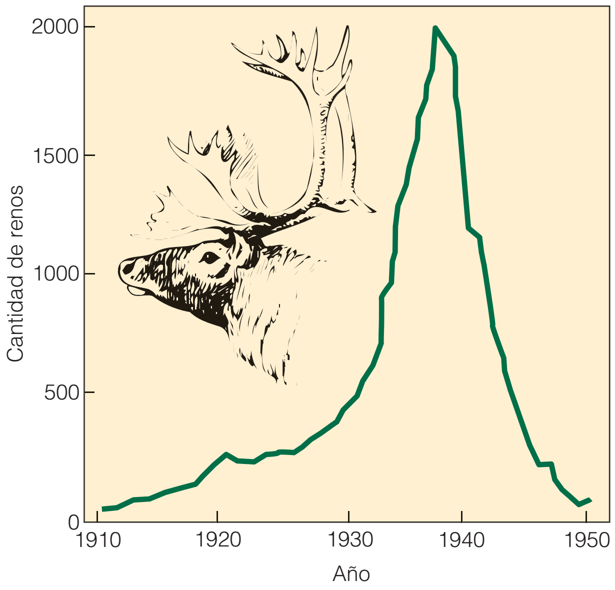


Figura 10.12 | Siguiendo al período inicial de crecimiento experimental de la manada de renos de San Pablo presentado en la Figura 10.4, la sobreexplotación de los recursos degradó el hábitat, cuyo resultado fue una disminución abrupta en las cantidades poblacionales. (Adaptado de Scheffor 1951.)

las actividades del hombre. La deforestación y la limpieza de tierras para la agricultura y el desarrollo han llevado a una reducción significativa en el hábitat disponible para muchas especies y, actualmente, constituye la causa principal de las extinciones de las especies a escala mundial (véase el Capítulo 28).

No todas las especies son igualmente propensas a la extinción, y hay muchos factores que influyen en la vulnerabilidad de las especies hacia la extinción que se discuten en detalle en el Capítulo 28 (véase el Apartado 28.3). Sin embargo, independientemente de las especies, las poblaciones pequeñas son más propensas a la extinción que las grandes poblaciones debido a su mayor vulnerabilidad a la estocasticidad demográfica y ambiental (véase el Apartado 10.8) y la pérdida de variabilidad genética.

10.10 | Las poblaciones pequeñas son propensas a extinguirse

Las pequeñas poblaciones pueden ser susceptibles a muchos factores que influyen directamente en las tasas de supervivencia y natalidad. Las poblaciones pequeñas son más susceptibles a la estocasticidad demográfica y ambiental (véase el Apartado 10.8). Si solamente unos pocos individuos conforman la población, el destino de cada individuo puede ser crucial para la supervivencia de la población. Además, la reducción en el tamaño poblacional puede influir directamente en las tasas de natalidad como resultado de las características del ciclo de vida relacionado con el apareamiento y la reproducción.

Entre las especies que se encuentran ampliamente distribuidas, como por ejemplo los grandes felinos, el encontrar pareja puede resultar imposible una vez que la densidad poblacional cae por debajo de cierto punto. Muchas especies de insectos utilizan aromas químicos o feromonas para comunicarse y atraer parejas. A medida que decrece la densidad poblacional, existe una menor posibilidad de que el mensaje químico del individuo llegue a una posible pareja, y las tasas reproductivas pueden disminuir. De manera similar, a medida que una población vegetal se reduce y los individuos se esparcen cada vez más ampliamente, la distancia entre las plantas aumenta y la polinización puede hacerse menos probable,

Los ecólogos Erine Hackney y James McGraw de la Universidad de Virginia Occidental estudiaron las limitaciones reproductivas impuestas por el pequeño tamaño poblacional del ginseng americano (*Panax quinquefolius*), una especie vegetal herbácea perenne que habita los ecosistemas forestales caducifolios de América del Norte oriental. Las poblaciones silvestres del ginseng americano se han cosechado históricamente por su valor medicinal y, en algunos lugares, se ha reducido a poblaciones de solamente unas pocas docenas de individuos. Hackney y McGraw establecieron poblaciones experimentales de diversas densidades con vegetales cultivados. La producción frutal por planta se redujo con el tamaño poblacional decreciente (Figura 10.13). El patrón reducido de la fertilidad por planta se debió a menos visitas de los polinizadores. Estudios

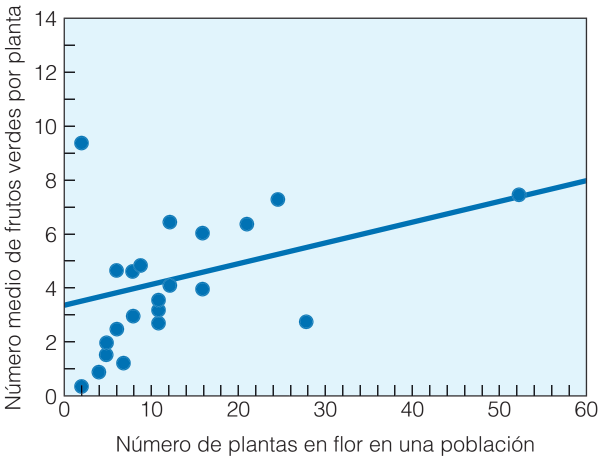
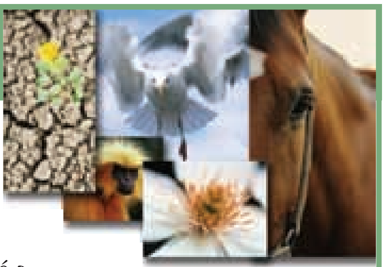


Figura 10.13 | Ejemplo del efecto Allee de la tasa de fecundidad reducida en la baja densidad poblacional. Existe una reducción en la producción de frutos por planta en los tamaños poblacionales pequeños en 26 poblaciones cultivadas de ginseng. La línea representa la tendencia general de acuerdo con lo definido por la regresión lineal $y = 3{,}36 + 0{,}77\,x$; donde x es la cantidad de plantas floridas en la población e y es la cantidad media de frutos verdes por planta. (Adaptado de Hackney y McGraw 2001.)

Cuestiones de ecología | *Control biológico y el efecto Allee*



El control biológico es el uso de medios naturales para controlar plagas no deseadas. Los ejemplos incluyen a predadores introducidos o que aparecen naturalmente u hormonas que inhiben la reproducción de las especies de plagas. Como una alternativa potencialmente importante para controlar las plagas mediante medios mecánicos y químicos (véase Cuestiones de ecología en el Capítulo 13), en la última década se ha expandido considerablemente la investigación en el área del control biológico, la cual constituye una de las pocas áreas de investigación en las que se ha reconocido el efecto Allee.

El primer intento exitoso en el control biológico de un insecto considerado plaga se logró creando artificialmente un efecto Allee. Una manifestación del efecto Allee es que a bajas densidades poblacionales, los individuos pueden no ser capaces de conseguir una pareja, con lo cual se reducen las tasas promedios de natalidad y, por consiguiente, se produce otra reducción en la población. Sin embargo, el problema con las plagas es que su densidad poblacional generalmente es elevada, por lo cual hallar una pareja no es un problema. Al llenar la población de machos estériles, sin embargo, es posible reducir la probabilidad de que una hembra encuentre un macho fértil. Esto tiene el mismo efecto funcional que la reducción de la población de machos, por lo que se crea una forma de efecto Allee.

Esta técnica se aplicó por primera vez contra la larva de la moscarda de la carne (*Cochliomyia hominovirax*), una plaga grave del ganado. Las moscas hembras ponen sus huevos en llagas u otras heridas abiertas de los animales. Tras la incubación, las larvas comen el tejido de su huésped. A medida que lo hacen, dejan al descubierto una zona aun más grande para la postura de huevos y, con frecuencia, acaba en muerte del huésped. Antes de su erradicación del sudeste de los Estados Unidos, la moscarda de la carne causó enormes pérdidas anuales de ganado.

La técnica de los machos estériles se basa en liberar moscas macho esterilizadas en la población natural. La esterilización se realiza exponiendo las moscas en el laboratorio a radiación gamma para esterilizarlas. Se comenzó a principios de 1958, cuando se liberaron hasta 50 millones de moscas esterilizadas por semana desde una aeronave que volaba sobre Florida y partes de los Estados limítrofes. Cada vez que una hembra fértil en la población natural se apareaba con un macho estéril, la hembra producía huevos estériles. Dado que las hembras se aparean una sola vez, su ciclo reproductivo tenía su fin. A comienzos de 1959, la plaga se había eliminado completamente en el este del Río Mississippi.

Este método todavía se usa ampliamente. Durante las últimas dos décadas, la liberación de machos estériles ha tenido éxito en el control de la mosca *Ceratitis capitata* (mosca de la fruta mediterránea), que es una plaga grave de los cultivos cítricos en California, y esta técnica se utiliza exitosamente en la actualidad para combatir las poblaciones de moscas en Florida.

Otro ejemplos de la importancia del efecto Allee en el control biológico se refieren a la cantidad mínima de individuos que debería liberarse en un área para asegurar el establecimiento exitoso de una población viable. La reproducción insuficiente en las densidades poblacionales bajas puede conducir a un colapso de la población.●

1. Explica por qué el apareamiento con un macho estéril equivale al no hallazgo de un macho para las moscas hembras.
2. Los biológos de la vida silvestre han propuesto utilizar cebos que contienen anticonceptivos (alimentos que contiene fármacos para el control de la natalidad) como medio para controlar la fertilidad femenina en las poblaciones de las plagas de mamíferos. ¿Cómo funcionaría ello para crear un efecto Allee artificial?

similares han confirmado que las poblaciones más pequeñas de vegetales floridos son menos evidentes para las especies de potenciales polinizadores y, por lo tanto, tienen una menor frecuencia de visitas (véase el Capítulo 15).

En otros casos, el tamaño poblacional pequeño puede dar como resultado una ruptura de las estructuras sociales en las especies que practican conductas cooperativas o de facilitación relacionadas con el apareamiento, abastecimiento, o defensa. Las especies que forman grupos para cortejos comunales llamados leks (véase el Apartado 8,5) son particularmente susceptibles de interrumpir la conducta de apareamiento y reproducción con un tamaño poblacional decreciente. Muchas especies gregarias viven en manadas o grupos que permiten a los individuos defenderse entre ellos de los depredadores o hallar alimentos. Una vez que la población es demasiado pequeña como para sustentar una manada o grupo efectivo, la población puede reducirse a partir de un aumento en la mortalidad debido a la depredación o la hambruna.

La disminución en la reproducción o en la supervivencia bajo condiciones de baja densidad poblacional se conoce con el nombre de **Efecto Allee**, por el ecólogo W. C. Allee, quien fue el primero en proponer este mecanismo de regulación de la población (véase Cuestiones de ecología: Control biológico y el efecto Allee).

Otro factor sugerido como causa posible de extinción en una población pequeña es la diversidad genética reducida. Simplemente, como una cuestión de probabilidad, las pequeñas poblaciones soportarán menos una variación genética que las grandes poblaciones, y esta variación genética reducida puede influir en la capacidad de la población para adaptarse a la exposición a una nueva enfermedad, un nuevo depredador o a los cambios en el ambiente físico, como el clima. Existen dos mecanismos que operan en las pequeñas poblaciones que pueden funcionar para reducir la variación genética: la deriva genética y la endogamia.

La progenie producida en la reproducción sexual representa solamente un subconjunto de los genes de los progenitores. Si dos progenitores tienen cabello marrón, por ejemplo, pero ambos tienen el gen recesivo para el cabello rubio (heterocigotos Bb en donde B es el gen dominante para el cabello marrón y b es el gen recesivo para el cabello rubio: véase el Apartado 2.3), existe una probabilidad del 25 por ciento de que el niño sea homocigoto para el cabello marrón (BB). En el caso de que limitasen su tamaño familiar a dos niños, y ambos posean los genes BB para el color de cabello, el gen recesivo no pasará a sus generaciones sucesivas. Ahora, supongamos que este mismo proceso aleatorio se produce en toda la población. En efecto, existe una reducción en la variación genética dentro de la población (acervo genético). El cambio aleatorio resultante en la frecuencia de los alelos (formas alternativas de un gen) dentro de la población (acervo genético) como resultado de probabilidad se denomina **deriva genética**. Se produce en todas las poblaciones y representa uno de los mecanismos de evolución. Esta pérdida de variación puede resultar en un gen fijado, es decir que solamente queda una forma o alelo, (como el gen dominante para el cabello marrón, B, en el ejemplo presentado anteriormente).

Aunque el proceso de la deriva genética se produce en todas las poblaciones, se da con mayor velocidad en las poblaciones pequeñas y aisladas (o subpoblaciones del paisaje). Con el transcurso del tiempo, algunos genes se vuelven fijos u homocigotos para un alelo. Si los genes implicados son de conducta anormal, la población pequeña puede extinguirse.

Cuando las poblaciones son pequeñas, la elección de pareja puede ser también limitada, con lo cual se genera la posibilidad de una endogamia. La **endogamia** es el apareamiento entre familiares. Con la endogamia, las parejas en promedio están más íntimamente relacionadas que si se hubieran elegido al azar de la población. La forma extrema de la endogamia es la autofertilización, que se produce entre algunos vegetales. Con cada generación de endogamia, los homocigotos AA y aa se reproducen de forma idéntica (véase el Apartado 2.3). La progenie de los heterocigotos Aa será mitad heterocigoto Aa, un cuarto homocigoto AA, y un cuarto homocigoto aa. La misma situación se producirá en la siguiente generación. Si agrega estos nuevos homocigotos a los ya existentes en la población, las poblaciones autofertilizadas se vuelven exclusivamente homocigóticas AA y aa. La situación más habitual es la endogamia íntima, generalmente entre hermano y hermana, progenitor y progenie o primos hermanos, todos individuos que comparten una cantidad de genes iguales. De esta manera, la endogamia aumenta la homocigosidad y disminuye la heterocigosidad (véase el Capítulo 2).

La endogamia puede ser perjudicial. Se expresan los genes raros, recesivos y perjudiciales. Ellos pueden causar una disminución de la fertilidad, menor energía, menor aptitud física, menor fertilidad de las semillas y polen reducido e incluso la muerte. A estas consecuencias se les conoce como depresión por endogamia.

Resumen

Crecimiento poblacional (10.1)

En una población sin inmigración o emigración, la tasa del cambio en el tamaño poblacional con el transcurso del tiempo durante un intervalo de tiempo definido es una función de la diferencia entre las tasas de mortalidad y natalidad. Cuando la tasa de natalidad excede a la de la mortalidad, la tasa de cambio poblacional aumenta con el tamaño de la población. El resultado es un patrón de crecimiento poblacional geométrico. A medida que disminuye el intervalo de tiempo por el cual se evalúa el cambio poblacional, aproximándose a cero, el cambio en el tamaño poblacional se expresa como una función continua, y el patrón resultante se denomina crecimiento poblacional exponencial. La diferencia en las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad per cápita se define como r, la tasa de crecimiento instantáneo per cápita.

Tabla de vida (10.2)

La mortalidad y su complemento, la supervivencia, se analizan mejor mediante una tabla de vida, es decir un resumen de la mortalidad específica de la edad. Al hacer un seguimiento del destino de un cohorte de individuos hasta la muerte de todos ellos, se pueden calcular las estimaciones de mortalidad y supervivencia específicas de la edad.

Tipos de tablas de vida (10.3)

Podemos construir una tabla de vida dinámica o cohorte mediante el seguimiento de una o más cohortes de individuos con el transcurso del tiempo. Una tabla de vida específica del tiempo se construye realizando muestreos de la población de alguna manera para obtener una distribución de las clases de edad durante un único período de tiempo.

Curvas de mortalidad y supervivencia (10.4)

A partir de la tabla de vida, derivamos las curvas de mortalidad y las curvas de supervivencia, útiles para comparar las tendencias demográficas en una población y entre poblaciones bajo diferentes condiciones ambientales y para comparar la supervivencia entre diversas especies. Las curvas de supervivencia se dividen en tres tipos principales: tipo I, en el que los individuos tienden a vivir su vida máxima fisiológica; tipo II, en el que la mortalidad y, por ende, la supervivencia son constantes a través de todas las edades; y tipo III, en el que la supervivencia de la cría es baja.

Tasa de natalidad (10.5)

La natalidad es la mayor influencia en el aumento poblacional. Al igual que en la tasa de mortalidad, la tasa de natalidad es específica de la edad. Ciertas clases de edades contribuyen más a la población que otras.

Tasa reproductiva neta (10.6)

La tabla de fecundidad proporciona datos sobre la reproducción absoluta, b_x, y la supervivencia, l_x, de cada clase de edad, y la suma de sus productos da como resultado la tasa reproductiva neta, R_0, definida como la cantidad promedio de hembras que dejará una hembra recién nacida durante su vida.

Tabla de proyección poblacional (10.7)

Podemos utilizar estimaciones de las tasas de supervivencia y natalidad específicas de la edad a partir de la tabla de fecundidad para proyectar cambios en la densidad poblacional. El procedimiento incluye la utilización de las tasas de supervivencia específicas de la edad para pasar a los individuos hacia la siguiente clase de edad y las tasas de natalidad específicas de la edad para proyectar el reclutamiento en la población. La tabla de proyección poblacional resultante proporciona estimaciones futuras tanto de la densidad poblacional como de la estructura de las clases de edades. Las estimaciones de los cambios en la densidad poblacional se pueden utilizar para calcular λ (lambda), que es una estimación separada de la tasa de crecimiento poblacional. Esta estimación se puede utilizar para predecir los cambios en el tamaño poblacional a través del tiempo (modelo de crecimiento geométrico). Además, se puede usar λ para estimar r, es decir la tasa de crecimiento instantánea per cápita. La estimación de r basada en λ explica las diferencias en las tasas de natalidad y mortalidad específicas de la edad.

Procesos estocásticos (10.8)

En virtud de que los valores de supervivencia y natalidad específicos de la edad derivados de las tablas de vida y fecundidad representan valores promedio (probabilidades), los valores reales para los individuos de la población pueden variar. Las variaciones aleatorias en las tasas de natalidad y mortalidad que se producen cada año reciben el nombre de estocasticidad demográfica. Las variaciones aleatorias en el ambiente que posee una influencia directa sobre las tasas de natalidad y mortalidad se denominan estocasticidad ambiental.

Extinción (10.9)

Varios factores pueden provocar que una población disminuya hasta su extinción, entre ellos, la estocasticidad ambiental, la introducción de nuevas especies y la destrucción del hábitat.

Pequeñas poblaciones (10.10)

Las poblaciones pequeñas (de baja densidad) son más propensas a extinguirse que las grandes poblaciones debido a una diversidad de factores, que incluyen la estocasticidad demográfica; la estocasticidad ambiental; la interrupción de las estructuras sociales que influyen en el apareamiento, alimentación y defensa; y la pérdida de la diversidad genética.

Preguntas de estudio

1. ¿Cuál es la diferencia entre un modelo de crecimiento poblacional separado ($\Delta N/\Delta t$) y continuo (dN/dt)? ¿Cuál es la diferencia entre crecimiento geométrico y exponencial?
2. ¿Qué es una tabla de vida y qué información (datos) se necesitan para construir una?
3. ¿Cómo difieren la tasa reproductiva absoluta y la tasa reproductiva neta?
4. ¿Cómo puede utilizarse el valor de la tasa reproductiva neta para una población (R_0) para calcular si una población está creciendo o decreciendo?
5. Para usar una tabla de vida para proyectar el crecimiento poblacional ¿Qué presunción debe hacerse sobre las tasas de supervivencia específica de la edad (s_x)?
6. ¿Cómo se calcula el multiplicador de crecimiento finito (λ) a partir de la tabla de proyección poblacional?
7. ¿Cómo utilizarse el multiplicador de crecimiento finito para predecir los valores futuros de la densidad poblacional, $N(t)$?
8. ¿Qué factores ambientales podrían dar variaciones aleatorias anuales en las tasas de supervivencia y natalidad en una población?
9. Identifique dos factores que podrían causar posiblemente una reducción de la población hasta su extinción. ¿Cómo podrían estos factores ser influidos por el tamaño poblacional?

10. ¿Por qué las poblaciones pequeñas son más propensas a la extinción a partir de una estocasticidad demográfica que las poblaciones más grandes?

Bibliografía adicional

Begon, M., y M. Mortimer, 1996. *Population Ecology: A unified study of animals and plants,* 3.ª Edición, Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Un texto introductorio organizado y bien redactado sobre la ecología de las poblaciones. Un excelente recurso para aquellos que deseen adentrarse más sobre la estructura y dinámica de las poblaciones naturales.

Carey J. R. 2001, Insec. biodemography. *Annual Review of Entomology* 46:79-110.

Una revisión de las tablas de vida de las poblaciones se insectos.

Deevey, E. S., Jr. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology* 22:283-314.

Un documento pionero clásico sobre las tablas de vida.

Gibbons, J. W., D. E. Scott, T. J. Ryan y otros 2000. The global decline of reptiles, déjà vu anphibians. *Bioscience* 50: 653-666.

Se ha prestado mucha atención a la reducción de las poblaciones anfibias. Ahora, se ha visto que la población de reptiles también desciende. Este documento revisa las amenazas significativas a las poblaciones de reptiles que pueden explicar esta reducción observada.

Gotelli, N. J. 2001. *A Primer of Ecology,* 3a Ed., Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Este texto explica en detalle los modelos matemáticos más comunes en la población y en la ecología de las comunidades.

Kaufman, L., y K. Mallory, eds. 1986. *The last extinction.* Cambridge, MA: MIT Press.

Una excelente reseña de las causas de la extinción global.

Levin, D. A. 2002. *Hybridization and extinction. American Scientist* 90:254-261.

Exposiciones sobre el modo en el que la endogamia entre las especies puede conducir a la extinción de una especie rara.

Capítulo 11 | Regulación intraespecífica de la población

11.1 El ambiente sirve para restringir el crecimiento poblacional
11.2 La regulación poblacional implica dependencia de la densidad
11.3 La competencia se origina cuando los recursos son limitados
11.4 La competencia intraespecífica afecta al crecimiento y desarrollo
11.5 La competencia intraespecífica puede reducir la reproducción
11.6 La elevada densidad resulta estresante para los individuos
11.7 La dispersión puede depender de la densidad
11.8 El comportamiento social sirve para poner límites a las poblaciones
11.9 La territorialidad sirve para regular el crecimiento poblacional
11.10 Las plantas se apoderan del espacio y de los recursos
11.11 Los factores independientes de la densidad pueden afectar al crecimiento poblacional

Ninguna población es capaz de crecer indefinidamente. En particular, las poblaciones que presentan un crecimiento exponencial se enfrentan a los límites ambientales. A medida que se modifica la densidad de una población, se producen interacciones limitadas por el ambiente entre los miembros de la población, las cuales tienden a regular el tamaño poblacional. Estas interacciones incluyen una amplia variedad de mecanismos vinculados a las adaptaciones fisiológicas, morfológicas y conductuales.

11.1 | El ambiente sirve para restringir el crecimiento poblacional

El modelo exponencial de crecimiento poblacional que se desarrolló en el Capítulo 10 se basa en una serie de suposiciones sobre el ambiente en el que crece la población. El modelo supone que los recursos esenciales (espacio, alimento, etc.) son ilimitados y que el ambiente es constante (sin variaciones estacionales o anuales que afecten las probabilidades de natalidad y mortalidad). En el mundo real, sin embargo, el ambiente no es constante y los recursos son limitados. A medida que aumenta la densidad de una población, la demanda de recursos se incrementa. Si la tasa de consumo supera el ritmo al cual se vuelven a suministrar los recursos, la base de recursos disminuirá. La disminución de recursos y el potencial de una distribución desigual de los recursos conducirán a una mayor mortalidad, una menor fecundidad o ambos. La manera más simple de representar las modificaciones en las tasas de natalidad y mortalidad en las poblaciones en crecimiento es a través de una línea recta (función lineal). El gráfico de la Figura 11.1 presenta un ejemplo en el que la tasa de natalidad per cápita (b) disminuye ante el aumento del tamaño poblacional (N). Por el contrario, la tasa de mortalidad per cápita (d) se incrementa junto con el tamaño poblacional. Es posible describir la línea que representa la modificación de la tasa de natalidad en función del tamaño poblacional de la siguiente manera:

$$b = b_0 - aN$$

En esta ecuación, b_0 es la intercepción (valor de b cuando N equivale a cero) y a es la pendiente de la línea ($\Delta b/\Delta N$;

véase la Figura 11.1). La intercepción, b_0, representa la tasa de natalidad alcanzada bajo condiciones ideales (espacio adecuado y recursos ilimitados), mientras que b es la tasa de natalidad real, la cual se reduce en función de la cantidad de individuos. La tasa de natalidad ideal, b_0, es el valor utilizado en el modelo exponencial de crecimiento poblacional (véase el Apartado 10.1). Del mismo modo, es posible representar la modificación en la tasa de mortalidad en función del tamaño poblacional de la siguiente manera:

$$d = d_0 + cN$$

Al igual que lo expuesto anteriormente, la constante d_0 es la tasa de mortalidad cuando el tamaño poblacional tiene valores cercanos a cero (espacio adecuado y recursos ilimitados) y la constante c representa el aumento en la tasa de mortalidad ante el incremento en el tamaño poblacional (pendiente de la línea mostrada en la Figura 11.1).

Así, es posible reformular el modelo exponencial de crecimiento poblacional desarrollado en el Apartado 10.1 ($dN/dt = (b - d)N$) con el fin de incluir las variaciones en las tasas de natalidad y mortalidad en función del tamaño poblacional indicadas anteriormente:

$$\frac{dN}{dt} = [(b_0 - aN) - (d_0 + cN)]N$$

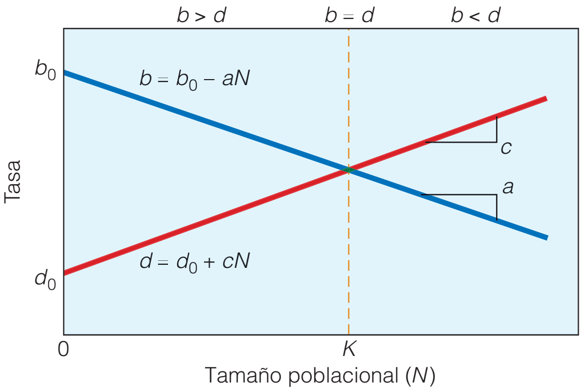


Figura 11.1 | Las tasas de natalidad (b) y mortalidad (d) se representan como funciones lineales del tamaño poblacional N. Los valores b_0 y d_0 indican las tasas de natalidad y mortalidad ideales (respectivamente) bajo condiciones en las que el tamaño poblacional se encuentra en torno a cero y los recursos son ilimitados. Los valores a y c representan las pendientes de las líneas que describen los cambios en las tasas de natalidad y mortalidad en función de N (respectivamente). La densidad poblacional en la que $b = d$ y el tamaño poblacional equivale a cero se define como K, la capacidad de carga. Para los valores de N superiores a K, b es menor a d y la tasa de crecimiento poblacional es negativa. Por el contrario, cuando los valores de N son menores a K, b es mayor que d y la tasa de crecimiento poblacional es positiva. (Vaya a **www.ecologyplace.com** para revisar las funciones lineales.)

El patrón de crecimiento poblacional ahora difiere del presentado en el modelo exponencial original. A medida que aumenta N, la tasa de natalidad ($b_0 - aN$) disminuye, la tasa de mortalidad se incrementa ($d_0 + cN$) y, como resultado, se ralentiza la tasa de crecimiento poblacional. Si el valor de d excede el de b, el crecimiento poblacional será negativo y el tamaño poblacional se reduce (Figura 11.1). Cuando la tasa de natalidad (b) equivale a la de mortalidad (d), la tasa de cambio poblacional será cero ($dN/dt = 0$). El valor del tamaño poblacional en el cual la tasa de natalidad equivale a la de mortalidad ($b = d$) representa el tamaño poblacional máximo que puede mantenerse bajo las condiciones ambientales vigentes. Es posible obtener este valor si se establece que la ecuación para el crecimiento poblacional desarrollada anteriormente equivale a cero y si se resuelve N de la siguiente manera:

$$\frac{dN}{dt} = [(b_0 - aN) - (d_0 + cN)]N = 0$$

$$(b_0 - aN)N - (d_0 + cN)N = 0$$

(pasar el término para la tasa de mortalidad
al lado derecho de la ecuación)

$$(b_0 - aN)N = (d_0 + cN)N$$

(dividir ambos lados por N)

$$b_0 - aN = d_0 + cN$$

(pasar d_0 al lado izquierdo de la ecuación
y aN al derecho)

$$b_0 - d_0 = aN + cN$$

(reorganizar el lado derecho de la ecuación)

$$(b_0 - d_0) = (a + c)N$$

[dividir ambos lados por $(a + c)$]

$$\frac{(b_0 - d_0)}{(a + c)} = N$$

Dado que b_0, d_0, a y c son constantes, es posible definir una nueva constante:

$$K = \frac{(b_0 - d_0)}{(a + c)}$$

La constante K es la **capacidad de carga**, es decir, el tamaño poblacional máximo que puede mantenerse en un ambiente dado (véase Cuestiones de ecología: Capacidad de carga humana). Constituye una función del suministro de recursos (por ejemplo, alimento, agua, espacio, etc.).

Es posible, por lo tanto, reformular la ecuación de crecimiento poblacional con el fin de incluir las tasas de natalidad (b) y mortalidad (d) que varían con el tamaño poblacional a través del valor de la capacidad de carga K definida anteriormente:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

En esta fórmula, denominada el **modelo logístico de crecimiento poblacional**, la tasa de crecimiento per cápita r se define como $b_0 - d_0$. La derivación de la ecuación logística se describe en Cuantificando la ecología 11.1: Modelo logístico de crecimiento poblacional.

El modelo logístico posee, de hecho, dos componentes: el término exponencial original (rN) y un segundo término ($1 - N/K$) que sirve para reducir el crecimiento poblacional a medida que el tamaño poblacional se acerca a la capacidad de carga. Cuando la densidad poblacional (N) se encuentra por debajo de la capacidad de carga (K), el término ($1 - N/K$) se aproxima a 1,0 y el crecimiento poblacional sigue el modelo exponencial (rN). Sin embargo, a medida que crece la población y N se aproxima a K, el término ($1 - N/K$) se acerca a cero, lo que ralentiza el crecimiento poblacional. Si la densidad poblacional excede K, el crecimiento poblacional se volverá negativo y la densidad poblacional se reducirá, acercándose nuevamente a la capacidad de carga.

Al igual que en el caso del modelo exponencial, es posible emplear las reglas de cálculo (véase Cuantificando la ecología 10.2: Modelo exponencial de crecimiento poblacional) para integrar la ecuación logística de crecimiento y expresar el tamaño poblacional en función del tiempo:

$$N(t) = \frac{K}{1 + \left\{\frac{[K - N(0)]}{N(0)}\right\} e^{-rt}}$$

El gráfico del tamaño poblacional (N) en función del tiempo para el modelo logístico se indica en la Figura 11.2a. Cuando la población es pequeña, crece con rapidez, a una tasa apenas inferior a la estimada por el modelo exponencial. La tasa de crecimiento poblacional (dN/dt) alcanza el valor máximo cuando $N = K/2$ (denominado punto de inflexión) y luego comienza a disminuir a medida que se aproxima a la capacidad de carga (K) (Figura 11.2b). Esto se contrapone al modelo exponencial, en el que la tasa de crecimiento poblacional aumenta de forma lineal con el tamaño poblacional (véase la Figura 10.2).

A modo de ilustración del crecimiento logístico, retomaremos el ejemplo de la población de ardillas grises presentado en el Capítulo 10. Supongamos que adoptamos una capacidad de carga de $K = 200$ individuos. Considerando el valor de $r = 0{,}18$ calculado de la tabla de vida y un tamaño poblacional inicial de 30 individuos, los patrones de crecimiento poblacional estimados según los modelos exponencial y logístico de crecimiento poblacional se indican en la Figura 11.3.

11.2 | La regulación poblacional implica dependencia de la densidad

El concepto de capacidad de carga sugiere una retroalimentación negativa entre el aumento de la población y los recursos disponibles en el ambiente. A medida que se incrementa la densidad poblacional, la disponibilidad de recursos per cápita disminuye y eventualmente alcanza un nivel

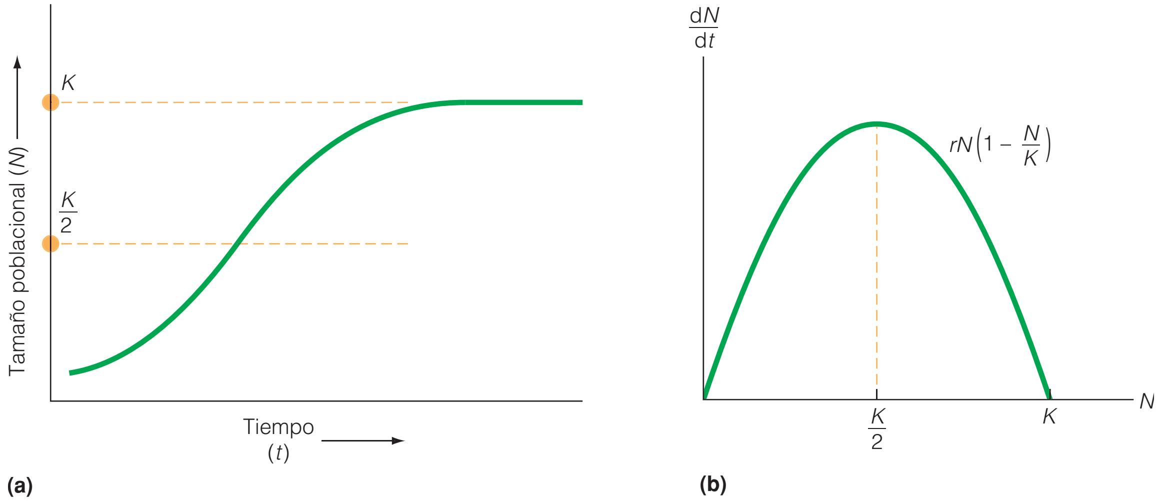


Figura 11.2 | **(a)** El cambio en el tamaño poblacional (N) en función del tiempo, según los cálculos del modelo logístico de crecimiento poblacional [$dN/dt = rN(1 - N/K)$]. Cabe destacar que, si bien inicialmente (reducidos valores de N) la población crece de forma exponencial, a medida que aumenta N, la tasa de crecimiento poblacional disminuye, llegando al final a cero a medida que el tamaño poblacional se aproxima a la capacidad de carga (K). **(b)** La relación entre la tasa de crecimiento poblacional, dN/dt, y el tamaño poblacional, N, presenta la forma de una parábola y alcanza el valor máximo cuando el tamaño poblacional es de $N = K/2$.

Cuantificando la ecología 11.1 | Modelo logístico de crecimiento poblacional

Es posible derivar el crecimiento poblacional logístico si se parte de la ecuación que permite que las tasas de natalidad (b) y mortalidad (d) varíen en función del tamaño poblacional, como se indica en el Apartado 11.1:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = (b - d)N$$

Debido a que $b = b_0 - aN$ y $d = d_0 + cN$, es posible reformular la ecuación de la siguiente manera:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = [(b_0 - aN) - (d_0 + cN)]N$$

Al reorganizar los términos (véase la pág. 224), se obtiene:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = [(b_0 - d_0) - (a + c)N]N$$

A continuación se multiplica por $(b_0 - d_0)/(b_0 - d_0)$. Este término equivale a 1,0, por lo que sólo sirve para simplificar aún más la ecuación:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = \frac{(b_0 - d_0)}{(b_0 - d_0)}\,[(b_0 - d_0) - (a + c)N]N$$

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = [(b_0 - d_0)]\left[\frac{(b_0 - d_0)}{(b_0 - d_0)} - \frac{(a + c)}{(b_0 - d_0)}N\right]N$$

Dado que hemos definido $r = (b_0 - d_0)$ en el Apartado 11.1, obtenemos lo siguiente:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN\left[1 - \frac{(a + c)}{(b_0 - d_0)}N\right]$$

Cabe notar que $(a + c)/(b_0 - d_0) = 1/K$, como se indica en el Apartado 11.1.

Si se realizan las sustituciones correspondientes, se obtiene:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN\left[1 - N\left(\frac{1}{K}\right)\right]$$

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Ésta es la ecuación para el modelo logístico de crecimiento poblacional. ●

1. La ecuación en ocasiones se presenta de una forma alternativa pero equivalente: $dN/dt = rN[(K - N)/K]$. Indique de forma algebraica cómo esta ecuación es equivalente a la presentada anteriormente.

Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para revisar derivadas y trabajar con ecuaciones diferenciales.

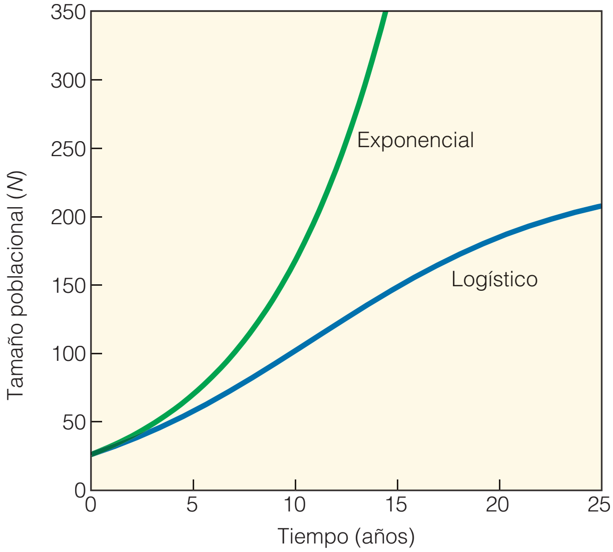
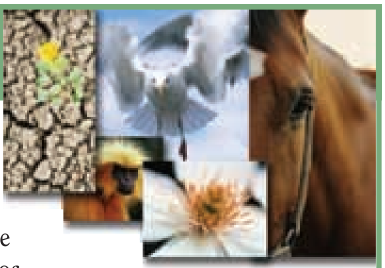


Figura 11.3 | Cálculos de los modelos exponencial y logístico de crecimiento poblacional para la población de ardillas grises de las Tablas 10.1 y 10.6; $r = 0{,}18$, $K = 200$ y $N(0) = 30$.

crucial en el que funciona para regular el crecimiento poblacional. Este modelo de regulación poblacional, por lo tanto, implica **dependencia de la densidad**.

Los efectos dependientes de la densidad afectan a una determinada población en proporción a su tamaño. Sirven para ralentizar la tasa de aumento. En el caso del modelo logístico de crecimiento, esto se logra al variar las tasas de natalidad y mortalidad, expresados mediante el valor de la capacidad de carga K (Figura 11.4).

Cuestiones de ecología | *Capacidad de carga humana*



Los demógrafos estiman que la población humana actual de poco más de 6 mil millones probablemente se duplique para el año 2200. ¿Puede la Tierra mantener semejante aumento en la cantidad de habitantes humanos? O más directamente: ¿cuál es la capacidad de carga humana de la Tierra? A fin de abordar esta cuestión, es necesario, en primer lugar, calificarla respondiendo: (1) ¿a qué calidad de vida (nutricional, cultural, tecnológica, etc.)? y (2) ¿a qué coste para el ambiente? En el libro *How Many People Can the Earth Support?*, el biólogo poblacional Joel E. Cohen de la Universidad de Rockefeller retoma ocho cálculos de la capacidad de carga humana que han empleado diferentes supuestos en relación con estos dos importantes interrogantes. E. G. Ravenstein realizó el primer cálculo en un estudio preparado para la Asociación Británica para el Progreso de la Ciencia en 1891. Los siete cálculos restantes son productos de la segunda parte del siglo XX. Cabe subrayar que los cálculos varían hasta 1.000 veces.

En Octubre de 1966, C. T. DeWit del Instituto de Investigación Biológica y Química sobre Cultivos e Hierbas de Campo en Wageningen, Países Bajos, presentó su cálculo de la capacidad de carga humana de la Tierra en un simposio titulado «Cosechando el Sol: Fotosíntesis en la vida vegetal». DeWit formuló la pregunta en los siguientes términos: «¿Cuántas personas podrían habitar la Tierra si la fotosíntesis fuera el proceso limitante?» A fin de responder este interrogante, calculó la productividad global potencial de los vegetales verdes (cultivos). Al analizar la variación geográfica de las constricciones impuestas por la luz sobre la fotosíntesis (radiación solar), el período de la estación de crecimiento y la temperatura, DeWit calculó la productividad potencial del planeta ante la ausencia de constricciones impuestas por el agua y los nutrientes (supone irrigación y fertilización). En base únicamente a los cálculos de producción primaria y la demanda energética (calórica) anual promedio per cápita, DeWit estimó que 1 billón de personas podría habitar la Tierra si la fotosíntesis fuera el factor limitante. Este cálculo se realiza sobre la cantidad de personas que podrían vivir *de* la Tierra, no *sobre* ella, una distinción fundamental. Luego supone que cada individuo necesitaría un mínimo de 750 m^2 de tierra para uso urbano, más la superficie requerida para cultivar alimento (aproximadamente 830 m^2). Este requisito de unos 1.500 m^2 por persona reduce la capacidad de carga a 146 mil millones de personas. Si bien presenta innumerables problemas vinculados con las suposiciones implícitas en los cálculos, es poco probable que los efectos sobre el ambiente terrestre permitan que los humanos sobrevivan a semejante densidad.

En el extremo opuesto se encuentra un estudio publicado por H. R. Hulett en 1970, quien en ese momento pertenecía al departamento de genética de la facultad de medicina de la Universidad de Stanford. Hulett se propuso calcular la «población mundial óptima». Utilizó la calidad de vida y el consumo de recursos (alimentos y otras materias primas) para un ciudadano estadounidense medio como definición del «estilo de vida óptimo». Mediante la proporción entre la produción mundial actual (1970) de estos materiales y el consumo estadounidense medio per cápita, Hulett calculó un límite máximo para la «población mundial óptima». La población estadounidense era aproximadamente 200 millones en 1970 cuando Hulett llegó a la conclusión de que unas mil millones de personas representaban la población mundial máxima que podía mantenerse con los niveles de producción agrícolas e industriales del momento.

Así, con este margen de cálculos (de 1 a 146 mil millones), la respuesta sin duda está en algún punto medio de ambos extremos. No cabe duda de que la tecnología permitirá que nuestra especie aumente aún más la productividad agrícola y la necesidad nos obligará a abandonar los combustibles fósiles y emplear fuentes de energía alternativas (renovables) en el futuro. Quizás el verdadero problema de la capacidad de carga de la Tierra no radica en la capacidad de alimentar, vestir y alojar a más personas, sino en el «tipo de planeta» que deseamos habitar. ●

1. ¿Cuáles son algunos de los factores (ambientales, económicos, etc.) que afectan la capacidad de carga de la región o comunidad que habita?

2. Los incidentes ambientales extremos de los Estados Unidos, como huracanes en Florida, temperaturas bajo cero en el sur de California o sequías en la región del centro-oeste, afectan dramáticamente la producción agrícola. ¿Qué implica esto respecto de la capacidad de carga de los Estados Unidos (o de cualquier región o país)? ¿Cómo podría responder una población a las variaciones impredecibles en los recursos esenciales a lo largo del tiempo?

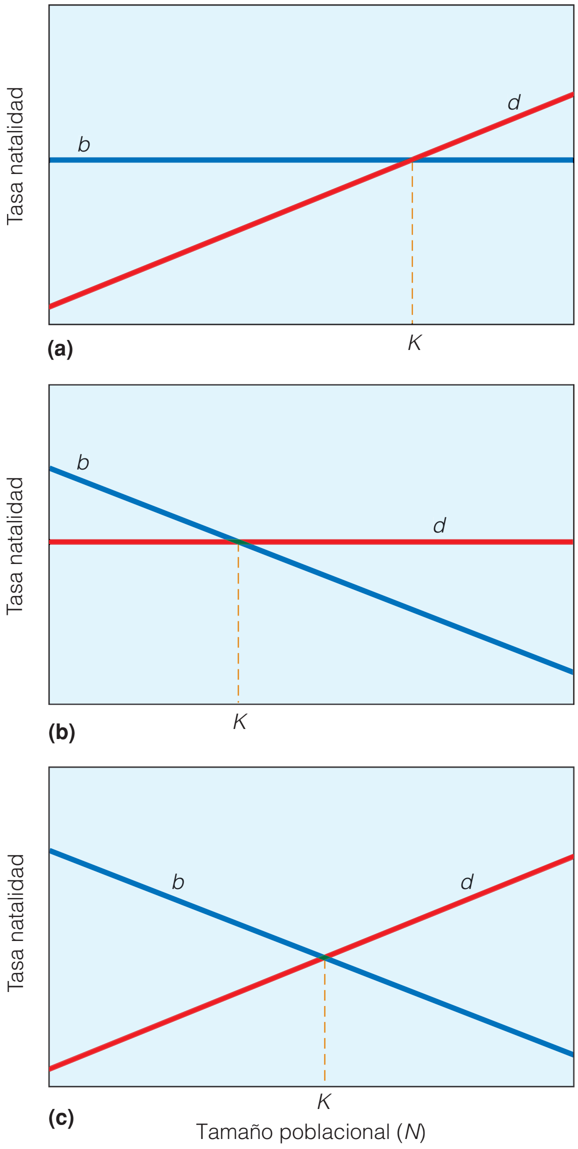


Figura 11.4 | La regulación del tamaño poblacional en tres situaciones. **(a)** La tasa de natalidad *(b)* es independiente de la densidad poblacional, como se indica mediante la línea horizontal. Sólo la tasa de mortalidad *(d)* aumenta con el tamaño poblacional. **(b)** Se invierte la situación. La mortalidad es independiente, pero la natalidad disminuye con el tamaño poblacional. En *K*, una tasa de natalidad decreciente mantiene el equilibrio. **(c)** Regulación completamente dependiente de la densidad. Tanto la tasa de natalidad como la de mortalidad dependen de la densidad. Las fluctuaciones en cualquiera de los dos mantienen la población en *K* o en torno a ella.

Los mecanismos de regulación poblacional dependientes de la densidad pueden incluir otros factores, además de los efectos directos de la disponibilidad de recursos. Por ejemplo, la densidad poblacional puede influir en la expansión de enfermedades y parásitos (véase el Capítulo 15).

Se ha señalado, asimismo, que los mecanismos dependientes de la densidad sirven para reducir las tasas de natalidad y supervivencia en densidades poblacionales reducidas, fenómeno conocido como el efecto Allee. Se presentan algunos ejemplos del efecto Allee en el Apartado 10.10, en los que las bajas densidades poblacionales operan para limitar la capacidad de los individuos de encontrar potenciales compañeros o para quebrar las estructuras sociales de especies que muestran comportamientos de facilitación o cooperación en relación con la reproducción, la búsqueda de alimento o la defensa (véase la Figura 10.11). En consecuencia, se observa una forma de dependencia de la densidad invertida, en la que, por debajo de determinada densidad poblacional mínima, la tasa de crecimiento poblacional es negativa (Figura 11.5).

Otros factores que influyen directamente en las tasas de natalidad y mortalidad son independientes de la densidad poblacional. Si algún factor ambiental, como condiciones climáticas adversas, afecta la población sin perjuicio de la cantidad de individuos, o si la proporción de individuos afectados es la misma en cualquier densidad, la influencia se conoce como **independiente de la densidad**.

En los siguientes apartados del presente capítulo se explorarán los diversos factores que operan sobre las tasas de natalidad y mortalidad y, por ende, sobre la tasa de crecimiento poblacional, tanto los dependientes como los independientes de la densidad.

11.3 | La competencia se origina cuando los recursos son limitados

Implícita en el concepto de capacidad de carga está la competencia entre los individuos por los recursos esenciales. La **competencia** se origina cuando los individuos utilizan un recurso común que se considera escaso en relación con la cantidad de individuos que lo necesitan. La competencia entre individuos de la misma especie se denomina **competencia intraespecífica**. Siempre y cuando la disponibilidad de recursos no afecte la capacidad de los individuos de sobrevivir, desarrollarse y reproducirse, no existe la competencia. Por el contrario, cuando los recursos no son suficientes para satisfacer a todos los individuos, los medios por los cuales se asignan ejercen una notable influencia en el bienestar de la población.

Cuando los recursos son limitados, una población puede presentar dos reacciones: competencia de pelea o de torneo. La **competencia de pelea** se produce cuando el crecimiento y la reproducción disminuyen de forma pareja en los individuos de una población a medida que se intensifica la competencia. La **competencia de torneo** tiene lugar cuando determinados individuos reclaman recursos y se niegan a compartirlos con otros. En general, con el estrés que ocasionan los recursos limitados, una especie presentará un

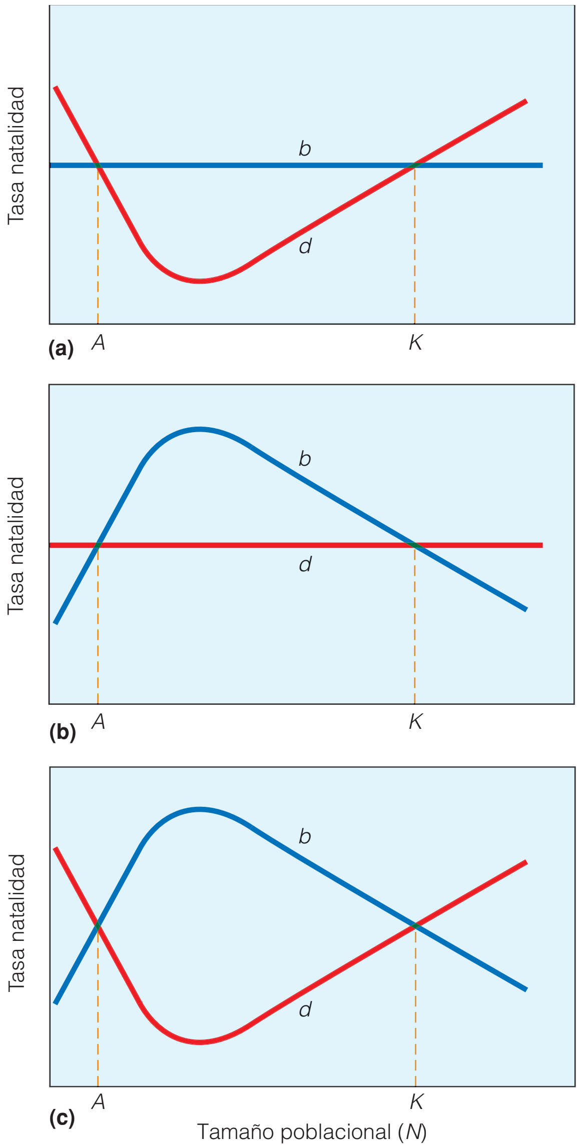


Figura 11.5 | De acuerdo con el modelo de dependencia de la densidad presentado en la Figura 11.4, la tasa de natalidad (*b*) aumenta y/o la tasa de mortalidad (*d*) disminuye a medida que disminuye el tamaño poblacional, lo que mantiene la población en la capacidad de carga (*K*). Bajo las condiciones de un efecto Allee, por debajo de determinada densidad poblacional mínima, la tasa de mortalidad aumenta **(a)**, la de natalidad disminuye **(b)**, o ambos **(c)**. Como resultado, se produce una tasa de crecimiento poblacional negativa para las densidades poblacionales inferiores a *A*. A diferencia de la retroalimentación negativa que ocurre cuando *N* excede *K* (que devuelve el tamaño poblacional a valores de la capacidad de carga o por debajo de ella), cuando los valores de *N* son menores a *A*, se produce una retroalimentación positiva, lo que conduce a una nueva caída en *N* y a la extinción.

solo tipo de competencia: algunas son especies de pelea mientras que otras son de torneo. Es posible que una especie presente ambos tipos de competencia en diferentes períodos de su ciclo vital. Por ejemplo, algunos insectos toleran la competencia de pelea en los períodos larvales hasta que disminuye la población, mientras que en el período adulto practican la competencia de torneo.

Los resultados de la competencia de pelea y de torneo varían. En los extremos, la competencia de pelea puede llevar a que ningún individuo reciba recursos suficientes para sobrevivir y reproducirse, lo que produce una extinción local. En el caso de la competencia de torneo, sólo una parte de la población se ve afectada, es decir, los individuos que fracasan. La supervivencia, desarrollo y reproducción de individuos que compiten con eficacia por los recursos limitados sirven para mantener la población.

En muchos casos, los individuos que compiten no interactúan de forma directa entre sí, sino que responden al nivel de disponibilidad de recursos, que disminuye por la presencia y el consumo de otros individuos de la población. Por ejemplo, es posible que los grandes hervíboros como cebras que pastan en las sabanas africanas no influyan entre sí mediante interacciones directas, sino a través de la reducción en la cantidad de hierba disponible como alimento. De igual modo, cuando un árbol del bosque absorbe agua por las raíces, reduce la cantidad de agua que queda en el suelo para los demás árboles. En estos casos, la competencia se denomina **explotación**.

No obstante, en otros casos los individuos efectivamente interactúan entre sí al evitar que otros ocupen determinado hábitat u obtengan los recursos de ese lugar. Por ejemplo, la mayoría de las especies de ave defienden activamente los alrededores de sus nidos durante la estación de reproducción para restringir el acceso de otros individuos al lugar y a los recursos (véase el Apartado 11.9). En tal caso, la competencia se conoce como **interferencia**.

11.4 | La competencia intraespecífica afecta al crecimiento y desarrollo

Debido a que la intensidad de la competencia intraespecífica depende por lo general de la densidad, ésta aumenta gradualmente, afectando primero al crecimiento y desarrollo y luego la supervivencia y reproducción individual.

A medida que se incrementa la densidad poblacional hasta un punto en el que los recursos resultan insuficientes, los individuos que practican la competencia de pelea reducen la ingesta de alimento, lo que reduce la tasa de crecimiento e inhibe la reproducción. Es posible observar ejemplos de esta relación inversa entre la densidad y la tasa de crecimiento corporal en algunas poblaciones de vertebrados ectotérmicos (de sangre fría) (Figura 11.6a). En un experimento en el que se criaron renacuajos a elevadas densidades se comprobó que presentaban un crecimiento ralentizado, necesitaban más tiempo para convertirse en ranas y tenían una menor probabilidad de completar dicha transformación.

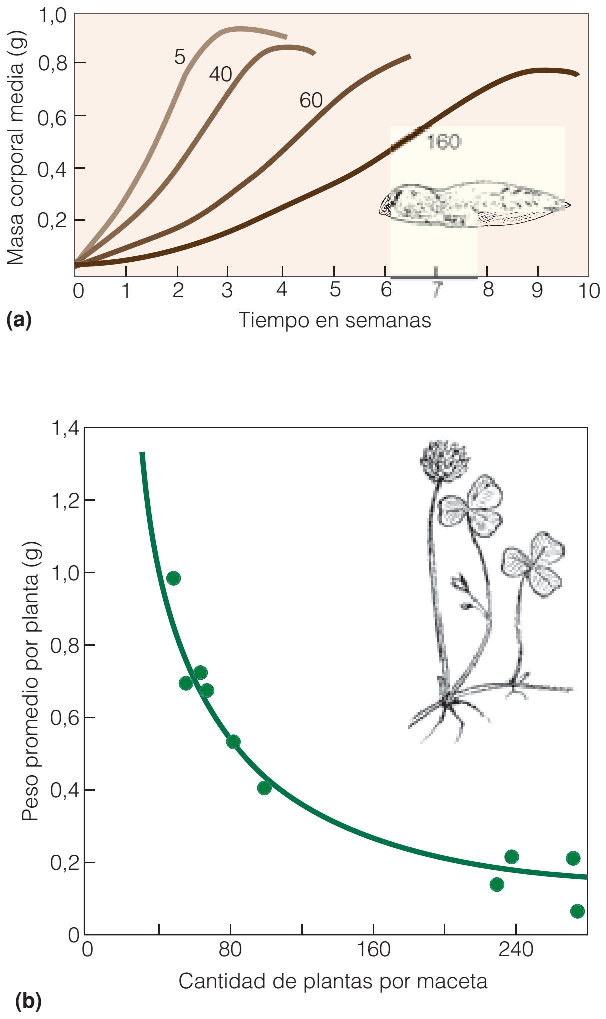


Figura 11.6 | Efecto de la densidad poblacional sobre el crecimiento de los individuos. **(a)** La tasa de crecimiento del renacuajo *Rana tigrina* disminuye con rapidez a medida que la densidad aumenta de 5 a 160 individuos confinados en el mismo espacio. (Adaptado de Dash y Hota 1980.) **(b)** La tasa de crecimiento y, por consiguiente, el peso de las plantas de trébol blanco (*Trifolium repens*) disminuyen notablemente frente a la creciente densidad de individuos plantados en la maceta. (Adaptado de Charworthy 1960.)

Los que lograban alcanzar el tamaño límite eran más pequeños que los que habitaban en poblaciones de menor densidad. Los peces que viven en estanques abarrotados muestran una respuesta similar frente a la densidad. La mojarra de agallas azules (*Lepomis macrochirus*), por ejemplo, alcanza habitualmente el tamaño de un plato de postre, aunque en estanques de campo abarrotados y subexplotados muchos no crecen más que el tamaño de un dólar de plata y nunca se reproducen.

Se observa una respuesta similar de tasa de crecimiento reducida frente a las condiciones de competencia por los recursos en algunos experimentos con poblaciones vegetales. Las plantas de trébol blanco (*Trifolium repens*) que se plantaron en macetas con diferentes densidades de individuos (Figura 11.6b) claramente muestran una relación inversa entre la tasa de crecimiento y la densidad poblacional. El peso medio de las plantas individuales disminuye con el aumento en la densidad de individuos por maceta, reducción que se produce como consecuencia directa de la restricción de recursos. En casos de baja densidad, todos los individuos son capaces de obtener suficientes recursos para satisfacer las demandas de crecimiento. A medida que se incrementa la densidad (mayor cantidad de individuos plantados por maceta), la demanda excede el suministro de recursos en la maceta y tanto la tasa de crecimiento como el tamaño de la planta se reducen.

En las poblaciones vegetales, la reducción en la disponibildad de recursos per cápita que se produce a raíz de la competencia intraespecífica pueden afectar los patrones de asignación de carbono y la morfología (forma), así como la tasa de crecimiento (Figura 11.7). Se cultivaron brotes de eucalipto mentolado (*Eucalyptus dives*) en un invernadero con diferentes niveles de disponibilidad de agua (mililitros de agua por maceta por día). Los brotes se plantaron de forma individual (1 individuo por maceta) o en poblaciones de

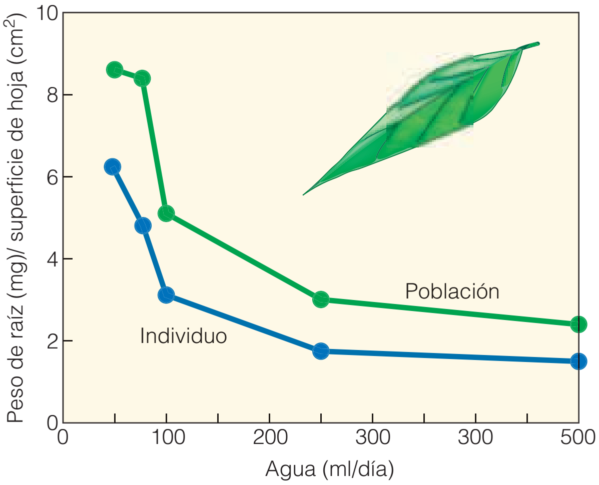


Figura 11.7 | Relación entre la disponibilidad de agua y la proporción de masa de raíces (mg) en relación con la superficie de hoja (cm²) para los brotes de eucalipto mentolado (*Eucalyptus dives*) cultivados en un invernadero. Las plantas se cultivaron con uno de dos tratamientos: (1) un sólo individuo por maceta o (2) una población de 16 individuos por maceta. A medida que disminuye la disponibilidad de agua (menos agua suministrada a la maceta por día), las plantas en ambos tratamientos asignan una mayor cantidad de carbón a la producción de raíces en relación con las hojas. No obstante, las plantas cultivadas bajo competencia (poblaciones de 16 individuos) asignan significativamente más carbón a las raíces que los individuos correspondientes cultivados con el mismo suministro de agua. Estos resultados indican que la competencia sirve para reducir la disponibilidad de agua por planta y que éstas presentan una respuesta acorde a la menor disponibilidad.

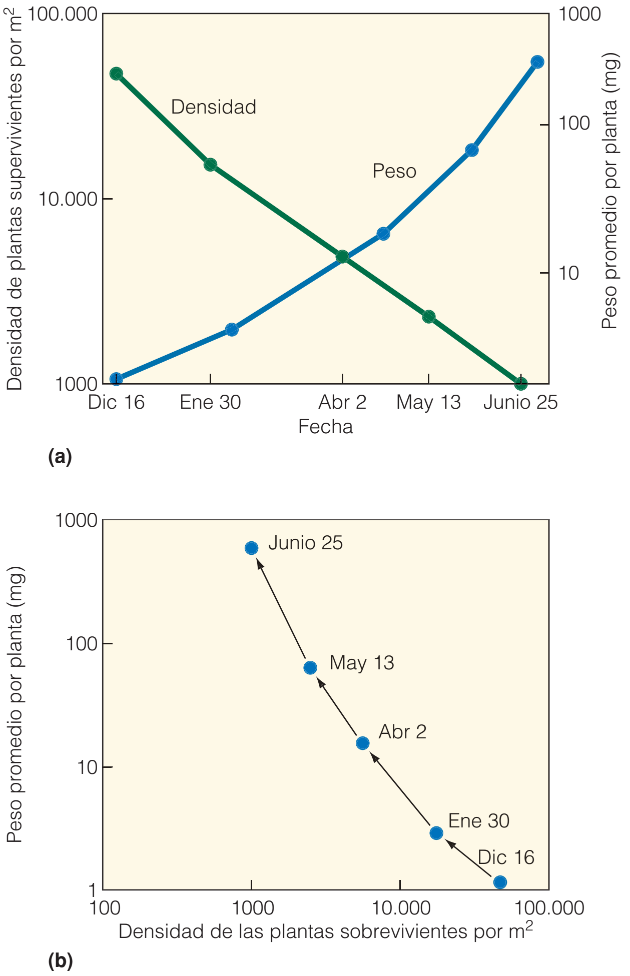


Figura 11.8 | **(a)** Modificaciones en la cantidad de individuos supervivientes y el tamaño promedio de la planta (peso en miligramos) a lo largo del tiempo en una población experimental de humagón (*Erigeron canadensis*). **(b)** Los datos de (a) graficados nuevamente para mostrar la relación entre la densidad poblacional y el peso promedio de la planta. La competencia produce mortalidad, que a su vez aumenta la disponibilidad de recursos per cápita. En consecuencia, los sobrevivientes exhiben un mayor crecimiento. (Adaptado de Yoda 1963.)

16 individuos por maceta. Tal como se esperaba, la menor disponibilidad de agua llevó a un aumento en la producción de raíces en relación con las hojas (véase el Apartado 6.8). Sin embargo, este patrón aparece de forma mucho más pronunciada en los individuos plantados en poblaciones, debido a que la competencia (explotación colectiva) produce como resultado plantas que reciben sólo una parte del total de agua suministrada. La competencia por el agua conduce a un ambiente funcionalmente más seco en las plantas individuales de la población.

Además de una menor tasa de crecimiento, una respuesta que emplean las plantas con frecuencia frente a la alta densidad poblacional es la supervivencia reducida. La mortalidad sirve para aumentar la disponibilidad de recursos para los individuos supervivientes, lo que permite un mayor crecimiento. En un experimento llevado a cabo para explorar esta relación, el ecólogo vegetal Kyoji Yoda plantó semillas de humagón (*Erigeron canadensis*) a una densidad de 100.000 semillas por metro cuadrado. A medida que crecieron los brotes, surgió la competencia por los recursos limitados (Figura 11.8a). La cantidad de brotes que sobrevivieron se redujo en meses a una densidad de aproximadamente 1.000 individuos. La muerte de algunos individuos aumentó la disponibilidad de recursos per cápita, por lo que el tamaño promedio de los supervivientes se incrementó a medida que disminuyó la densidad poblacional. La relación inversa entre la densidad poblacional y el tamaño promedio de la planta puede visualizarse con mayor claridad en la Figura 11.8b. Esta progresiva disminución en la densidad y aumento en la biomasa de los individuos sobrevivientes de una población se conoce como **autoaclarado**.

11.5 | La competencia intraespecífica puede reducir la reproducción

Además de ejercer una influencia directa en la supervivencia y en el crecimiento de los individuos, la competencia en una población puede reducir la fecundidad. El tiempo de respuesta depende de la naturaleza de la población, y los mecanismos mediante los cuales la competencia afecta la tasa de reproducción puede varíar de acuerdo a la especie. Las focas de Groenlandia (*Phoca groenlandica*) alcanzan la madurez sexual cuando presentan aproximadamente el 87 por ciento del peso corporal maduro de unos 120 kg. Las menores tasas de crecimiento (ganancia de peso) que surgen en altas densidades poblacionales elevan la edad media a la cual las hembras se vuelven fértiles (Figura 11.9a). En consecuencia, la fertilidad en las focas de Groenlandia, medida en términos de la cantidad de hembras que dan a luz a crías, depende de la densidad y guarda una relación inversa con la densidad poblacional del año anterior (Figura 11.9b). Se han observado patrones similares de fecundidad dependiente de la densidad en poblaciones de aves (véase la Figura 4 de Perfil de investigadores: T. Scott Sillett).

Asimismo, se observan controles de fecundidad dependientes de la densidad en poblaciones vegetales. La cantidad de granos que produce cada una de las plantas de maíz se reduce de forma notable cuando se plantan a densidades más elevadas (Figura 11.10a). Del mismo modo, el número de semillas producidas por planta se reduce con el aumento en la densidad de individuos en las poblaciones de la hierba anual salicornia (*Salicornia europaea*) (Figura 11.10b) que habita las marismas salinas costeras.

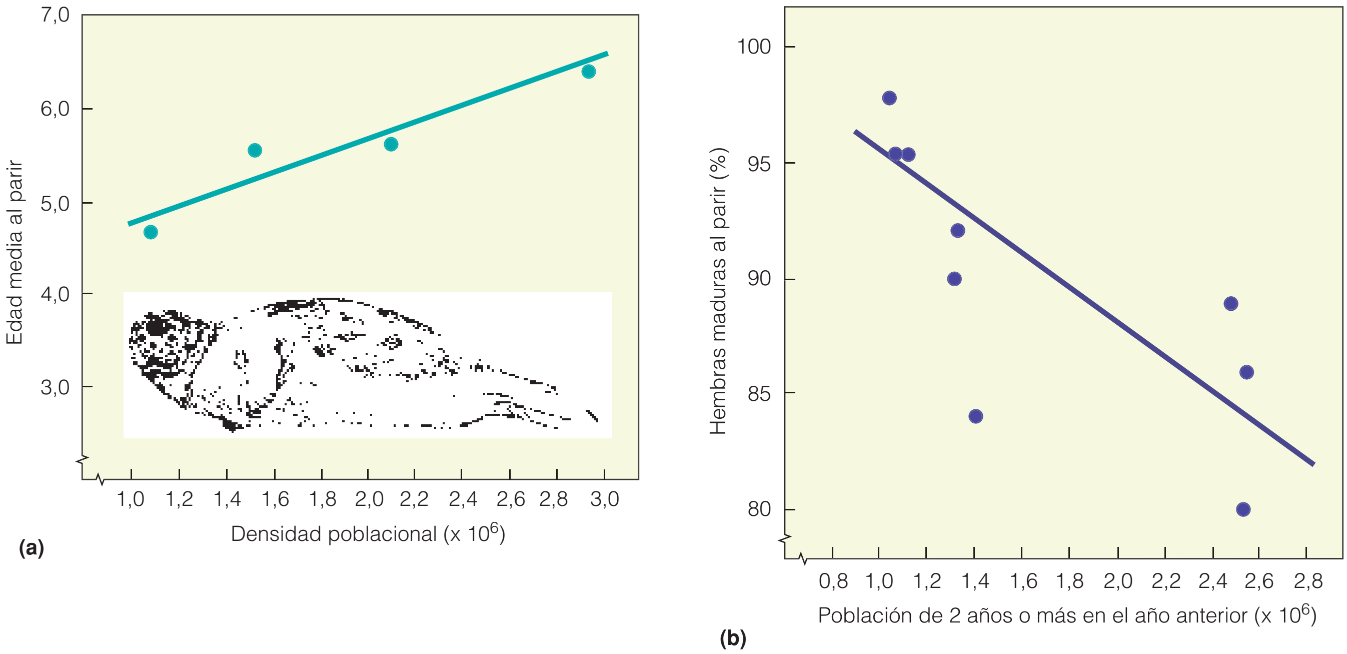


Figura 11.9 | **(a)** La edad media de madurez sexual de las focas de Groenlandia hembras (*Phoca groenlandica*) no está tan relacionado con la edad sino con el peso. Las focas alcanzan la madurez sexual cuando presentan el 87 por ciento del peso corporal promedio del adulto. Cuando la densidad poblacional es baja, alcanzan este peso a una edad más temprana. **(b)** Como resultado, la fertilidad depende de la densidad. A medida que aumenta la población de focas (medida en términos de la cantidad de individuos de 2 años o más en el año anterior), el porcentaje de hembras que dan a luz a crías disminuye marcadamente. (Adaptado de Lett et al. 1981.)

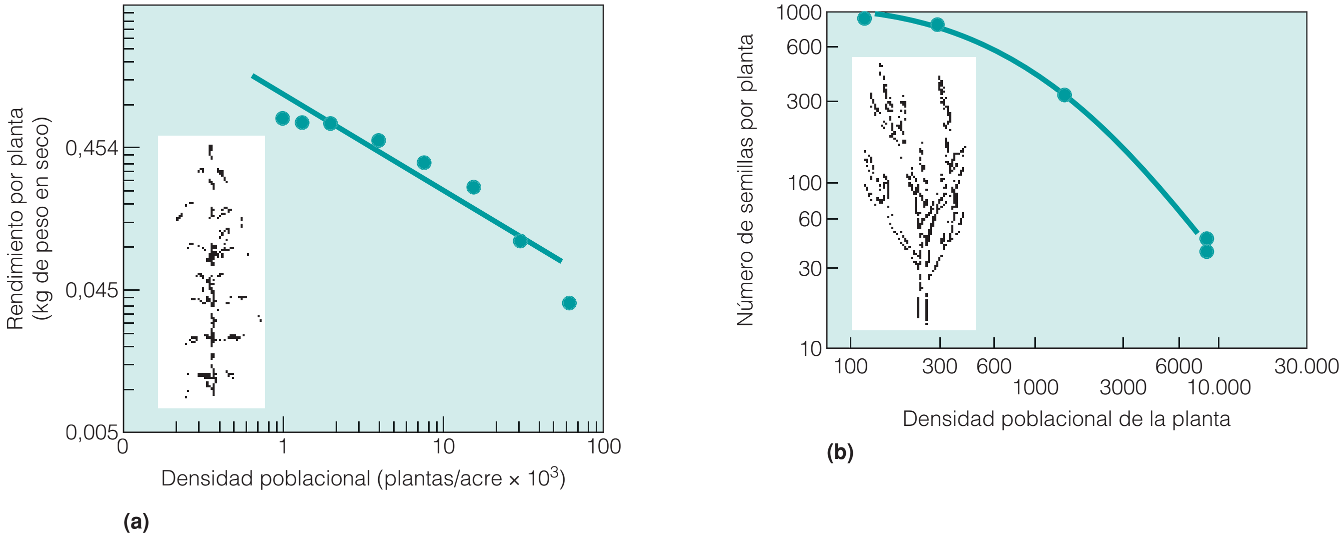


Figura 11.10 | Dos ejemplos de los efectos dependientes de la densidad sobre la fecundidad de las plantas. **(a)** La producción de granos (semillas) de las plantas de maíz individuales disminuye con el aumento en la densidad de plantas por acre. (Adaptado de Fery y Janick 1971). **(b)** El número de semillas producidas por planta se reduce con el incremento de la densidad poblacional en el arbusto de marismas *Salicornia europaea*. (Adaptado de Watkinson y Davy 1985.)

11.6 | La elevada densidad resulta estresante para los individuos

A medida que una población alcanza una elevada densidad, el espacio vital individual se hace más escaso y, con frecuencia, aumentan los contactos agresivos entre los individuos. Una de las hipótesis de regulación poblacional en animales sostiene que el creciente abarrotamiento y el contacto social causan estrés, que conduce a alteraciones hormonales que reducen el crecimiento, restringen las funciones reproductivas y retrasan la actividad sexual. Más aún, es posible que inhiban el sistema inmunológico y destruyan glóbulos blancos, lo que incrementa la vulnerabilidad frente a las enfermedades. En los mamíferos, el estrés social que se produce entre las hembras preñadas puede aumentar la mortalidad de las crías en la etapa fetal (sin nacer) y ocasionar una lactancia inadecuada, perjudicando el crecimiento y desarrollo de las crías jóvenes. Así, el estrés reduce la natalidad y aumenta la mortalidad infantil. Estos efectos de regulación poblacional se han comprobado en poblaciones de laboratorio de varias especies de ratones confinados y, en menor grado, en poblaciones naturales encerradas de marmotas del Canadá (*Marmota monax*) y conejos (*Oryctolagus cuniculus*). Sin embargo, resulta difícil obtener pruebas de los efectos del estrés en animales salvajes libres.

Las feromonas son señales químicas parecidas al perfume que sirven para la comunicación entre individuos, influyendo en el comportamiento y las funciones del cuerpo de la misma manera que una hormona. En los insectos sociales, se ha visto que las feromonas liberadas por la reina forman un importante mecanismo de control sobre el desarrollo y reproducción de los miembros de la colonia. Las feromonas presentes en la orina de roedores adultos pueden alentar o inhibir la reproducción. Una investigación realizada por Adrianne Massey y John Vendenbergh de la Universidad Estatal de Carolina del Norte estudió hembras salvajes de ratones domésticos (*Mus musculus*) confinadas en áreas cubiertas de hierba rodeadas por caminos que impedían la dispersión. Un grupo vivía en una población de alta densidad y el otro en una de baja densidad. Se absorbió con papel de filtro la orina de hembras de ambas poblaciones y se puso el papel en jaulas de laboratorio con hembras de prueba jóvenes. La exposición a la orina de la población de alta densidad demoraba la pubertad, mientras que no ocurría lo mismo con la orina de la población de baja densidad, lo que indicaría que las feromonas contenidas en la orina de las hembras adultas de poblaciones de alta densidad sirven para demorar la pubertad y ayudar a ralentizar el crecimiento poblacional.

11.7 | La dispersión puede depender de la densidad

En lugar de hacer frente al estrés, algunos animales se dispersan, abandonando la población para buscar hábitats desocupados. Si bien la dispersión es más evidente cuando la densidad poblacional es elevada, sucede continuamente. Algunos individuos dejan la población parental sin perjuicio de si se encuentra abarrotada o no. No existe una regla única sobre quiénes se dispersan.

Cuando la falta de recursos que se produce debido a una alta densidad poblacional obliga a algunos individuos a dispersarse, los que deben irse son por lo general individuos casi adultos echados por la conducta agresiva de los adultos. Lo más probable es que estos individuos mueran, aunque unos pocos encuentran un lugar adecuado y se establecen. Dado que la dispersión en condiciones de alta densidad poblacional se trata de una respuesta frente a la superpoblación, este tipo de dispersión no funciona como un método de regulación poblacional eficaz. Más importante para la regulación poblacional es la dispersión que se produce cuando la densidad es baja o está en aumento, mucho antes de que la población local alcance el punto de explotación excesiva de recursos.

Por ejemplo, los ecólogos Dominique Berteaux y Stan Boutin de la Universidad de McGill (Quebec, Canadá) estudiaron la dispersión en una población de ardillas rojas del territorio de Yukon, Canadá. Descubrieron que todos los años una parte de las hembras reproductoras de mayor edad abandonaban el hogar en los meses de verano cuando era alta la disponibilidad de alimento. La dispersión de los adultos sirve para aumentar la supervivencia de las crías jóvenes durante el invierno, cuando los recursos alimentarios escasean.

Algunos individuos que se dispersan, particularmente los jóvenes, logran maximizar la probabilidad de supervivencia y reproducción sólo si abandonan el lugar de nacimiento. Cuando la competencia intraespecífica en el hogar es intensa, los que se dispersan pueden reubicarse en hábitat en los que hay más recursos y sitios de reproducción disponibles y menor competencia. Más aún, reducen el riesgo de endogamia (véase el Apartado 10.10). Al mismo tiempo, corren los riesgos que conlleva la vida en terrenos desconocidos.

¿La dispersión realmente regula una población? Si bien la dispersión con frecuencia se vincula de manera positiva con la densidad poblacional, no existe ninguna relación generalizada entre la proporción de la población que abandona el hogar y su crecimiento o reducción. Es posible que la dispersión no funcione como mecanismo regulador, aunque realiza un importante aporte para la expansión poblacional y contribuye al mantenimiento de poblaciones locales (véase el Capítulo 12).

11.8 | El comportamiento social sirve para poner límites a las poblaciones

La competencia intraespecífica puede manifestarse a través del comportamiento social, o el grado en que los individuos de una misma especie se toleran entre sí. El comportamiento social parece funcionar como mecanismo de restricción sobre la cantidad de animales que viven en determinado hábitat, acceden a una misma fuente de alimento y realizan actividades reproductivas.

Varias especies de animales viven en grupos con algún tipo de organización social. En algunas poblaciones, la estructura del grupo resulta fundamental para la obtención de recursos (como el caso de los depredadores que cazan en manada) y la defensa. La organización, sin embargo, se basa con frecuencia en la agresividad, la intolerancia y la dominancia de un individuo sobre otro. Operan dos fuerzas opuestas: por un lado, la atracción mutua entre individuos; por el otro, la reacción negativa frente al abarrotamiento, es decir, la necesidad de espacio individual.

Cada individuo ocupa un lugar determinado en el grupo en base a la dominancia y la sumisión. En la forma más simple, el grupo incluye un individuo alfa que domina sobre el resto, un individuo beta que domina sobre todos salvo el alfa y un individuo omega que se subordina al resto. Los individuos establecen el rango social mediante peleas, engaños y amenazas en los encuentros iniciales entre cualquier par de individuos o en una serie de tales encuentros. Una vez que se establece el rango social, los individuos lo mantienen mediante la subordinación habitual de los de rangos inferiores. Las amenazas y castigos ocasionales que los de mayor rango propinan refuerzan esta relación. Esta organización estabiliza y formaliza las relaciones competitivas (de torneo) intraespecíficas y resuelve las disputas con un mínimo grado de pelea y desgaste de energía.

La dominancia social juega un importante rol en la regulación poblacional cuando afecta la reproducción y supervivencia dependiendo de la densidad. Un ejemplo de ello es el lobo. Éstos, viven en pequeños grupos de 6 a 12 o más individuos denominados manadas. La manada es un grupo familiar amplio que consiste en una pareja reproductora, uno o más jóvenes del año anterior que no alcanzan la madurez sexual hasta el segundo año y varios adultos emparentados que no se reproducen.

La manada cuenta con dos jerarquías sociales, una encabezada por una hembra alfa y otra por un macho alfa, el líder de la manada, a quien todos los miembros respetan. Debajo del macho alfa se encuentra el macho beta, estrechamente emparentado con éste y con frecuencia un hermano carnal, que debe defender su lugar frente a la presión de los otros machos que estén por debajo de él en la jerarquía social.

La reproducción en la manada se controla de forma estricta. El macho alfa (ocasionalmente el macho beta) se aparea con la hembra alfa. Ésta evita que las hembras de rangos inferiores se apareen con el macho alfa y demás machos, mientras que el macho alfa inhibe a los otros machos de aparearse con la hembra alfa. Por lo tanto, cada manada cuenta con un único par de reproductores y una camada de cachorros por año, que se crían en forma conjunta con todos los miembros de la manada.

El tamaño de las manadas, que se modifica en función de la disponibilidad de alimento, regula el nivel de la población de lobos en una región. El alimento se asigna con prioridad a la pareja de reproductores. Frente a una elevada densidad en la manada y una menor disponibilidad de alimento, algunos individuos son expulsados u obligados a abandonar la manada. Salvo que tengan la oportunidad de establecerse con éxito en un nuevo lugar y formar otra manada, no logran sobrevivir. Así, cuando la densidad de lobos es elevada, la mortalidad aumenta y la natalidad se reduce. Al disminuir la población de lobos, los machos y las hembras que han alcanzado la madurez sexual dejan la manada, se establecen en un hábitat desocupado y forman su propia manada con una hembra alfa (reproductora). En este caso, casi todas las hembras que han alcanzado la madurez sexual se reproducen y, de este modo, crece la población de lobos. Sin embargo, en densidades extremadamente bajas, a las hembras les puede resultar difícil encontrar machos con quienes establecer una manada y, por ello, no logran reproducirse o incluso mueren.

11.9 | La territorialidad sirve para regular el crecimiento poblacional

La zona que un animal ocupa habitualmente durante el año constituye su **área de acción**. El tamaño de dicha área varía según los recursos alimentarios disponibles, el modo de recolección de alimento, el tamaño corporal y las necesidades metabólicas. En los mamíferos, el tamaño del área de acción está relacionado con el tamaño corporal (Figura 11.11) y refleja la relación entre éste último y la demanda energética (recursos alimentarios). En general, los carnívoros requieren un área de acción mayor que los herbívoros y omnívoros del mismo tamaño. Los machos y adultos cuentan con áreas de acción más grandes que las hembras y jóvenes.

Si bien no se defiende el área de acción, las interacciones agresivas pueden afectar los movimientos de un individuo en el área de acción de otro. Algunas especies, sin embargo, defienden una zona central del área de acción frente a otras. Si el animal defiende una parte del área de acción, esa porción se define como **territorio**, una zona defendida (Figura 11.12). Si defiende, en cambio, la totalidad del área de acción, éste y el territorio coinciden.

Al defender un territorio, el individuo asegura el acceso exclusivo a una zona del hábitat y los recursos que contiene. La defensa del territorio implica patrones de conducta claramente definidos: canto y llamada, exhibiciones intimidatorias como desplegar las alas y la cola en aves y enseñar los colmillos en mamíferos, ataque y persecución, y marcas con aromas que provocan huida en los rivales. Como resultado, los individuos territoriales tienden a presentar patrones de distribución más o menos regulares (véanse el Apartado 9.2 y las Figuras 11.12 y 11.13).

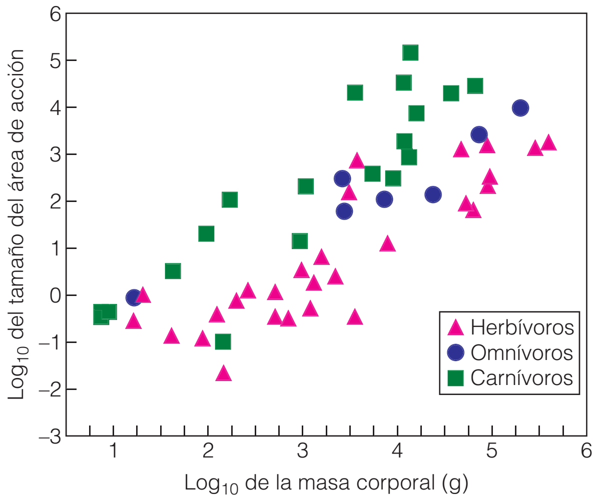


Figura 11.11 | Relación entre el tamaño del área de acción y el peso corporal de los mamíferos de América del Norte. Cabe notar que, para determinada masa corporal, el área de acción de los carnívoros es mayor que el de los herbívoros, lo que refleja el hecho de que el área de acción de un carnívoro debe contar con el tamaño suficiente como para mantener una población de presas (otros animales) de las cuales se alimenta. (Adaptado de Harastad y Bunnell 1979.)

La superficie total disponible dividida por el tamaño promedio del territorio determina la cantidad de dueños territoriales que puede mantener un hábitat. Cuando se llena la superficie disponible, los dueños desalojan a los individuos en exceso, negándoles el acceso a recursos y compañeros potenciales. Estos individuos forman una reserva flotante de reproductores potenciales. La existencia de dicha reserva de adultos reproductores potenciales se ha descripto en diversas especies de aves, entre ellas el lagópodo escocés (*Lagopus lagopus*) de Escocia, la urraca australiana (*Gymnorhina tibicen*), la alcuela oscura (*Ptychoramphus aleuticus*) de Alaska y el gorrión de corona blanca (*Zonotrichia leucophrys*) de California. Los estudios realizados en una población anillada (marcada a los fines de identificación) de gorriones de corona blanca mostraron un excedente de individuos reproductores potenciales. De hecho, el 24 por ciento de los individuos que poseían territorios habían sido flotantes (sin territorio) por un plazo de entre 2 y 5 años antes de obtener un territorio. Los flotantes reemplazaron con rapidez a los poseedores de territorio que desaparecieron en la estación de reproducción.

El ecólogo John Krebs de la Universidad de Oxford llevó a cabo un experimento de campo en el que se eliminaron algunas parejas reproductoras de carbonero común (*Parus major*) de su territorio en un bosque de roble de Inglaterra (Figura 11.13). Las parejas eliminadas fueron rápidamente reemplazadas por otras aves, en su mayoría individuos de un año que se mudaron a los territorios desocupados de zonas vecinas de hábitat de segunda calidad, tales como setos.

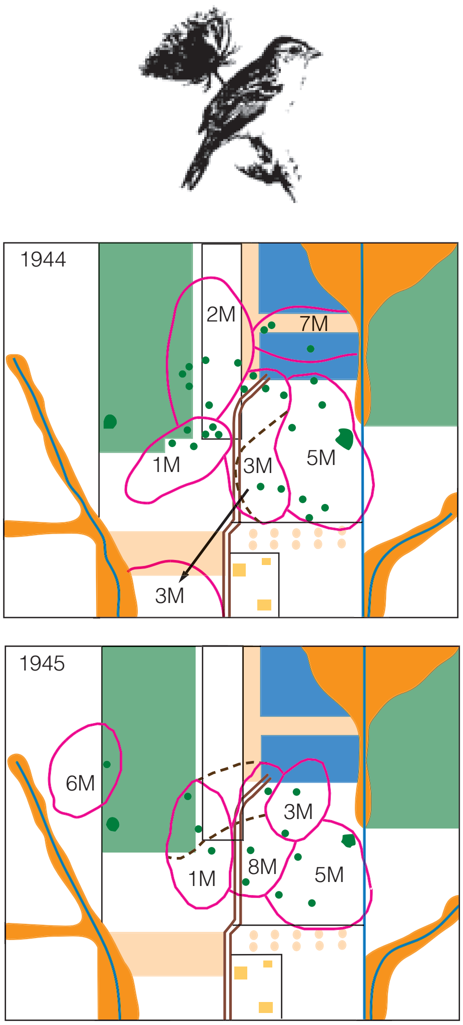


Figura 11.12 | Territorios del gorrión chapulín (*Ammodramus savannarum*), delimitados a través de la observación de aves machos anillados, indicados con 1M, 2M y sucesivamente. Los puntos muestran ramas de canto. Cabe destacar que se distribuyen cerca de los límites territoriales. Las zonas sombreadas representan campos de cultivo. Las líneas de guiones indican cambios territoriales antes de la segunda anidación en la misma estación de apareamiento. El retorno de los mismos machos a casi el mismo territorio el segundo año se denomina *filopatria*. (Adaptado de Smith 1963.)

La territorialidad sirve para restringir el acceso de otros individuos de la población a la zona defendida, pero ¿de qué manera funciona la territorialidad como mecanismo de regulación poblacional? Si todas las parejas que se establecen en determinada zona logran ocupar un territorio, la territorialidad sólo afectará la distribución espacial de los individuos de la población y no la regularía. Por el contrario, si el tamaño territorial presenta un límite más reducido, la cantidad de parejas que pueden establecerse en la zona sería limitada y los individuos que no lo logran debe-

Perfil de investigadores | T. Scott Sillett

Centro Smithsoniano de Aves Migratorias
Parque zoológico nacional, Washington, D.C.

Una de las cuestiones de conservación más estudiadas y difundidas en la actualidad es el declive de pájaros cantores, particularmente las aves migratorias neotropicales: las especies que migran entre sitios de cría en la región templada de América del Norte y el invierno en los trópicos de Centro y Sudamérica. La identificación de los factores que causan el declive de estas especies resulta, sin embargo, difícil debido a que las aves pasan parte del ciclo anual en diferentes zonas geográficas. Más aún, los incidentes que se producen en un período del ciclo anual probablemente influyen en las poblaciones de las etapas siguientes.

La comprensión de los factores que afectan la dinámica poblacional de las especies de aves migratorias es el enfoque de investigación del ecólogo de aves T. Scott Sillett del Centro Smithsoniano de Aves Migratorias. El estudio de Sillett se centra en la dinámica poblacional del chipe azul-negro, un pájaro cantor migratorio que se desarrolla en las regiones forestales del este de América del Norte y pasa el invierno en las Antillas Mayores (Jamaica y Cuba). La especie es territorial y se alimenta de insectos, principalmente de larvas de lepidópteros (mariposas y polillas). Los individuos presentan una fuerte fidelidad al lugar, tanto en el sitio de reproducción como en el de hibernación: es decir, regresan al mismo lugar (con frecuencia a la misma zona territorial) todos los años.

En una serie de estudios, Sillett y sus colegas cuantificaron la demografía de las poblaciones de chipes azul-negros de 1986 a 2000 en dos lugares durante el ciclo anual: el período de hibernación en la montaña Copse, cerca del pueblo de Bethel en el Noroeste de Jamaica, y la estación de reproducción en el bosque experimental de Hubbard Brook, New Hampshire. Se visitó el sitio jamaicano dos veces al año, la primera a comienzos del período de hibernación en otoño (octubre) y la segunda a finales del invierno (marzo), antes de la migración primaveral, en el siguiente año. Sillett estudió el sitio de New Hampshire cada año durante la estación de reproducción, de mediados de mayo a agosto.

El equipo de investigación calculó la fecundidad durante la estación de reproducción de primavera-verano en el sitio de New Hampshire. Los cálculos de supervivencia resultan mucho más difíciles de hacer debido a que exigen la utilización de técnicas de captura-recaptura durante varios años (véase el Apartado 9.7). Sillett empleó redes de niebla para capturar y marcar individuos de ambos sitios con el fin de hacer los cálculos de supervivencia para los períodos estacionales de invierno de 6 meses y de verano de 3 meses. A partir de estos datos también pudieron calcular la supervivencia en el período migratorio de 3 meses.

Los resultados de este largo estudio de una década revelan un interesante patrón de variaciones en la fecundidad y la supervivencia, que se ven afectadas por factores dependientes e independientes de la densidad. Las tasas promedio de supervivencia para las aves de ambos sitios (Jamaica y New Hampshire) no presentaron variaciones significativas. Los valores promedio mensuales durante el período estacional de verano (0,99; New Hampshire) e invierno (0,93; Jamaica) fueron altos. Por el contrario, las probabilidades mensuales de supervivencia en los períodos de migración variaron entre 0,77 y 0,81. Así, aparentemente las tasas de mortalidad son al menos 15 veces mayores durante la migración en comparación con los períodos estacionales y más del 85 por ciento de la mortalidad anual se produjo en el período migratorio.

Si bien los valores medios mensuales de supervivencia no variaron entre los sitios, los patrones interanuales de supervivencia presentaron marcadas diferencias (Figura 1). La tasa de supervivencia anual de los chipes que se criaron en New Hampshire fue relativamente constante durante el período de estudio, mientras que la probabilidad de supervivencia en los lugares de hibernación en Jamaica se triplicó.

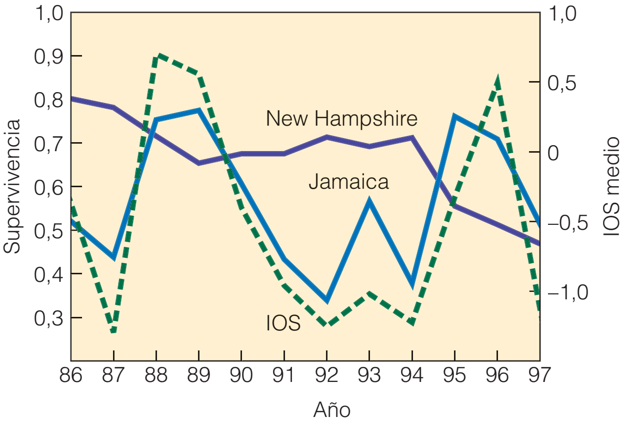


Figura 1 | Comparación entre los cálculos de supervivencia anuales para Jamaica y New Hampshire y los valores medios mensuales del IOS (Índice de la Oscilación Sur).

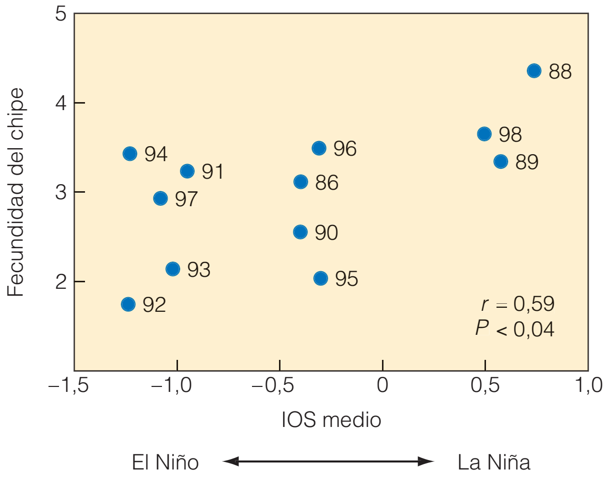


Figura 2 | Relación entre el IOS (Índice de la Oscilación Sur) medio mensual y la fecundidad del chipe medida en términos de la cantidad media de crías plumadas por pareja de chipes por año en el sitio de New Hampshire. Las cantidades en cada punto representan el año.

Sillett y sus colegas determinaron que la diferencia se debía a los diferentes impactos de la variación climática en las aves de ambos lugares. El fenómeno de El Niño-Oscilación Sur (ENOS) analizado en el Capítulo 3 (véase el Apartado 3.9) afecta los patrones de variación climática tanto en el sitio de Jamaica como en el de New Hampshire, aunque influye en la dinámica poblacional de diversas maneras. Sillett utilizó los valores medios mensuales anualizados del Índice de la Oscilación Sur (IOS) estándar a fin de representar las condiciones del ENOS de cada año. Los valores elevados y positivos del IOS indican las condiciones de La Niña, mientras que los valores bajos y negativos indican las de El Niño (Figura 2). La supervivencia en el sitio de Jamaica fue reducida en los años de El Niño y elevada en los de La Niña (Figura 2). En los años de El Niño en Jamaica, la disminución de las precipitaciones conduce a una menor disponibilidad de alimento para los chipes en la estación invernal seca y, por tanto, a una menor supervivencia. Por el contrario, los años de La Niña tienden a ser más húmedos y exhiben una mayor disponibilidad de alimento y una supervivencia más elevada.

En contraste con Jamaica, el ciclo de ENOS tuvo poca influencia en las tasas de supervivencia en el sitio de New Hampshire durante la estación de reproducción, aunque afectó de forma significativa las tasas de fecundidad.

Tanto la cantidad media de jóvenes por pareja de chipes como la masa de polluelos fueron menores en los años de El Niño en relación con los de La Niña. La influencia del ENOS en la fecundidad se produjo como resultado del impacto de la variación climática en la abundancia de alimento. La biomasa de presas (larvas de lepidópteros) fue baja en los años de El Niño (secos) y alta en los de La Niña (húmedos).

Además de la influencia del ciclo de ENOS, Sillett y sus colegas también estudiaron la regulación dependiente de la densidad de las tasas de fecundidad en el sitio de New Hampshire durante el período de estudio. Observaron una relación inversa entre la fecundidad y la densidad poblacional. Como resultado, se produjo una interacción entre los factores independientes (ENOS) y dependientes de la densidad que sirvió para controlar la dinámica poblacional del chipe azul-negro. En los años de El Niño, la alta mortalidad (baja fecundidad) en los sitios de hibernación (Jamaica) y la baja fecundidad en los sitios de reproducción (New Hampshire) sirvieron para reducir la densidad de la población en reproducción. En los años subsiguientes de La Niña, las crecientes tasas de supervivencia durante el invierno, combinadas con las elevadas tasas de fecundidad, hicieron que creciera la población. A medida que aumentó la densidad poblacional, los factores dependientes de la densidad (abarrotamiento) operaron para controlar las tasas de fecundidad y el crecimiento poblacional.

El trabajo de Scott Sillett y sus colegas amplió notablemente nuestra comprensión de las especies de aves neotropicales, así como la de las especies migratorias en general cuya dinámica depende de las condiciones ambientales presentes en una extensa región geográfica.●

Bibliografía

Rodenhouse, N. L., T. S. Sillett, P. J. Doran y R. T. Holmes. 2003. Multiple density-dependence mechanisms regulate a migratory bird population during the breeding season. *Proceedings of the Royal Society of London* 270:2105-10.

Sillett, T. S., R. T. Holmes, y T. W. Sherry. 2000. Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science* 288:2040-42.

Sillett, T. S. y R. T. Holmes. 2002. Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle. *Journal of Animal Ecology* 71:296-308.

1. Supongamos que las condiciones ambientales relacionadas con El Niño produjeran como resultado una menor supervivencia en Jamaica durante el invierno pero mayores tasas de fecundidad en New Hampshire. ¿Cómo difieren las dinámicas poblacionales de las especies de lo analizado anteriormente?
2. ¿Cómo influye la densidad poblacional en la tasa de natalidad del sitio de New Hampshire?

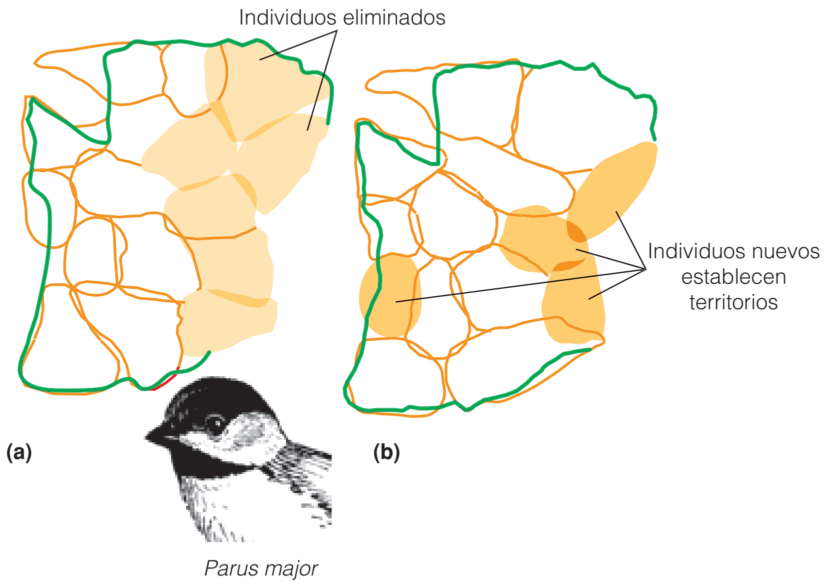


Figura 11.13 | Reemplazo de individuos eliminados y establecimiento de territorios desocupados en un bosque de robles. Las líneas representan los límites territoriales de parejas reproductoras de carbonero común (*Parus major*). Se eliminaron seis parejas entre el 19 de marzo y el 24 de marzo (1969), indicadas con las zonas sombreadas del mapa **(a)**. En 3 días, algunas de las parejas residentes habían modificado (y en algunos casos ampliado) los límites de sus territorios, mientras que cuatro parejas nuevas habían ocupado nuevos territorios (mostrados en el mapa **[b]**). Tras este breve período de ajuste, los territorios volvieron a formar un mosaico completo en el bosque. (Adaptado de Krebs 1971.)

rán irse. En esta circunstancia, la territorialidad podría servir para regular la población, aunque sólo si se produce un exceso de machos y hembras en edad reproductiva sin territorio, como es el caso de los ejemplos descriptos anteriormente. Así, la reproducción se ve limitada por la territorialidad y se observa una regulación poblacional dependiente de la densidad.

11.10 | Las plantas se apoderan del espacio y de los recursos

Las plantas no son territoriales en el mismo sentido que los animales, aunque sí se apoderan de espacio y lo ocupan. Este fenómeno en el mundo vegetal es análogo a la territorialidad en los animales, en particular si uno acepta una definición alternativa de este concepto: organismos individuales que se dispersan más que lo que uno esperaría de una ocupación al azar del hábitat adecuado. De hecho, la presencia de una distribución uniforme se emplea con frecuencia como indicio de que se está originando una competencia entre las poblaciones vegetales (véase la Figura 9.9).

Las plantas, de diente de león a árboles, se apoderan de determinada superficie espacial y excluyen tanto a individuos de su propia especie como a los de otras especies. Cuando una planta de diente de león extiende sus hojas en el suelo, elimina a todas las otras plantas de la zona cubierta. Asimismo, las plantas establecen zonas de agotamiento de recursos vinculadas con su propia bóveda (hojas) y sistemas de raíces. Los individuos de mayor altura interceptan la luz (véase el Apartado 4.2), cubriendo de este modo el suelo debajo y restringiendo el establecimiento exitoso de especies que toleran una menor disponibilidad de luz (véase el Apartado 6.7). Del mismo modo, la absorción de agua y nutrientes del suelo limita la disponibilidad de éstos para otros individuos con zonas de raíces coincidentes.

El ecólogo vegetal James Cahill de la Universidad de Alberta realizó una serie de experimentos que cuantificaron la relación entre la biomasa de raíces vecinas y la competencia subterránea en plantas mediante tubos de exclusión hechos de tubos de PVC. Los tubos de exclusión se colocaron de forma vertical en el suelo a fin de separar las raíces de la planta observada, que se cultivó dentro del tubo, de las de otros individuos de la población que crecían naturalmente a su alrededor. Luego se permitió que diferentes cantidades de raíces vecinas accedieran al suelo de los tubos mediante distintas cantidades de huecos en los costados del tubo antes de instalarlo. Los resultados de estos experimentos demostraron una clara relación entre el crecimiento de las plantas observadas y la superposición con la biomasa de individuos vecinos (Figura 11.14).

Debido a la longevidad, algunas plantas, en especial los árboles, ocupan determinado espacio por un largo período de tiempo, lo que evita la invasión de otros individuos de la misma u otra especie. Las plantas que son eficaces para apoderarse de espacio crecen de manera más saludable a costa de las demás.

11.11 | Los factores independientes de la densidad pueden afectar al crecimiento poblacional

Se ha señalado que el crecimiento poblacional y la fecundidad están fuertemente influenciados por las respuestas dependientes de la densidad. Sin embargo, hay otras influencias,

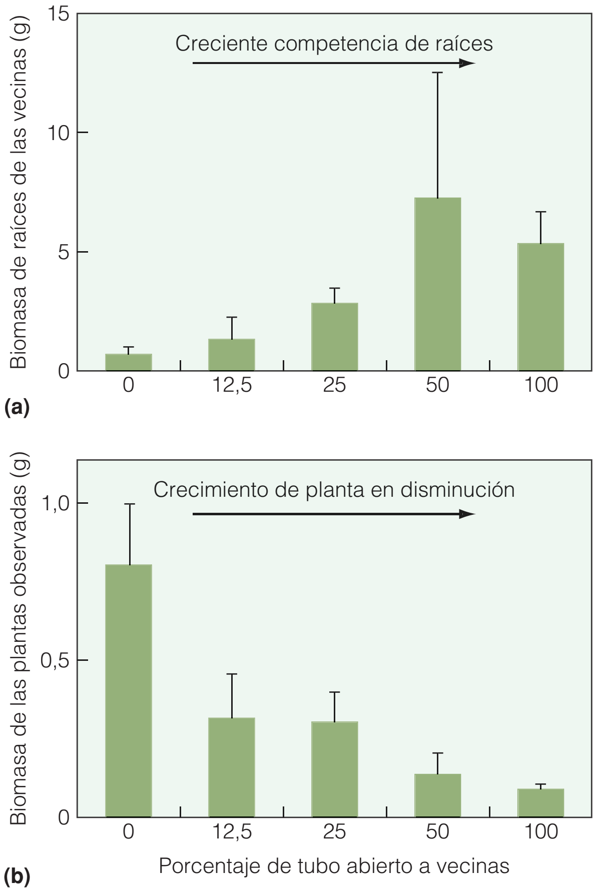


Figura 11.14 | Resultados de un experimento en el que se controló la competencia de raíces entre plantas vecinas mediante la utilización de tubos de exclusión de raíces hechos de tubos de PVC. Al hacer huecos, el investigador controló el acceso de plantas vecinas al suelo del tubo (porcentaje de tubo abierto a vecinas). **(a)** La cantidad de biomasa de raíces de las plantas vecinas que se introdujeron en los tubos aumentó en función del número de huecos en el tubo (porcentaje de tubo abierto a vecinas: eje *x*). **(b)** El incremento resultante en la competencia subterránea (de raíces) produjo una disminución en la biomasa media (peso en seco en gramos) de las plantas observadas cultivadas en los tubos de exclusión. (Adaptado de Cahill 2000.)

con frecuencia preponderantes, que afectan el crecimiento poblacional y que no se vinculan con la densidad. Estas influencias se denominan **independientes de la densidad**. Factores como la temperatura, la precipitación y los desastres naturales (incendios, inundaciones y sequías) pueden afectar las tasas de natalidad y mortalidad en una población (véase Perfil de investigadores: T. Scott Sillett), aunque no regulan el crecimiento poblacional, dado que la regulación implica retroalimentación.

Si las condiciones ambientales exceden el límite de tolerancia de un organismo, el resultado puede ser catastrófico, afectando el crecimiento, la maduración, la reproducción, la supervivencia y el movimiento. El consecuente aumento en las tasas de mortalidad pueden incluso llevar a la extinción de poblaciones locales.

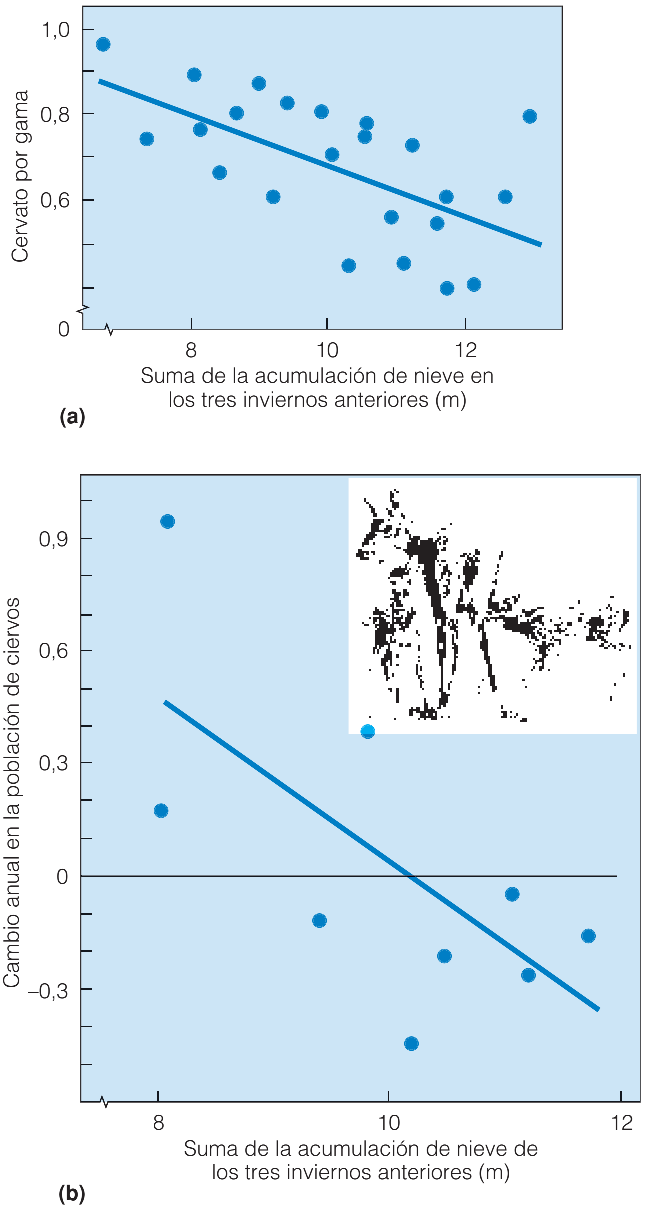


Figura 11.15 | Relación entre la suma de la acumulación mensual de nieve en el Noreste de Minnesota de los tres inviernos anteriores y la población de ciervos de Virginia. **(a)** Fecundidad (proporción cervato: gama). **(b)** Porcentaje de cambio anual en la población del invierno siguiente. (Adaptado de Mech et al. 1987.)

Los marcados cambios en el crecimiento poblacional con frecuencia se relacionan directamente con variaciones en la humedad y la temperatura. Por ejemplo, los lepidópteros de los brotes de las piceas (*Choristoneura fumiferana*) en general surgen tras 5 o 6 años de bajas precipitaciones y sequía, y finalizan cuando regresa el clima húmedo. Estos efectos independientes de la densidad pueden producirse a nivel local, donde la topografía y microclimas afectan las vidas de las poblaciones locales.

En las regiones desérticas, existe una relación directa entre la precipitación y la tasa de aumento de determinados roedores y aves. La rata canguro de Merriam (*Dipodomys merriami*) ocupa las bajas alturas del desierto de Mojave. Cuenta con la capacidad fisiológica de conservar agua y sobrevivir largos períodos de aridez. No obstante, necesita que los patrones preponderantes de disponibilidad de humedad estacional tengan el nivel suficiente como para estimular el desarrollo de plantas herbáceas desérticas en otoño e invierno. La rata de canguro se vuelve sexualmente activa en enero y febrero, cuando las plantas, estimuladas por las lluvias, crecen verdes y suculentas. Las plantas herbáceas constituyen una fuente de agua, vitaminas y alimento para las hembras preñadas y en período de lactancia. Si la precipitación es escasa, las plantas anuales no logran desarrollarse y la reproducción de las ratas de canguro se reduce. Este estrecho vínculo entre la dinámica poblacional y la precipitación estacional y el desarrollo exitoso de anuales de invierno también se observa en otros roedores y aves que ocupan hábitats desérticos similares.

En las regiones más al Norte de la zona templada, los inviernos pueden ser rigurosos y la acumulación de nieve provoca efectos directos (fisiológicos) e indirectos (disponibilidad de alimento) en muchas especies animales. En la población de ciervos de Virginia que habita en el Noreste de Minnesota, la cantidad promedia de crías (cervatos) que se producen por hembra (gama) en primavera (Figura 11.15a), así como la consecuente modificación anual en la población (Figura 11.15b), guardan una relación inversa a la acumulación de nieve del invierno anterior.

Resumen

Crecimiento poblacional logístico (11.1)

Debido a que los recursos son limitados, el crecimiento exponencial no puede mantenerse de forma indefinida. El tamaño poblacional máximo que puede mantenerse en determinado ambiente se denomina la capacidad de carga (*K*). El modelo logístico de crecimiento poblacional incorpora el concepto de capacidad de carga en el modelo descrito anteriormente de crecimiento exponencial. Como resultado, se observa una disminución en la tasa de crecimiento poblacional a medida que el tamaño de la población se acerca a la capacidad de carga.

Regulación dependiente de la densidad (11.2)

Las poblaciones no crecen indefinidamente. A medida que disminuye la disponibilidad de recursos para una creciente cantidad de individuos, las tasas de natalidad decrecen, la mortalidad aumenta y el crecimiento poblacional se ralentiza. Si la población disminuye, la mortalidad decrece, la natalidad se incrementa y el crecimiento poblacional se acelera. La retroalimentación positiva y la negativa sirven para regular la población.

Competencia (11.3)

La competencia intraespecífica se produce cuando los recursos escasean. Puede tomar dos formas: competencia de pelea y de torneo. En la primera, el crecimiento y la reproducción disminuyen de forma pareja en los individuos a medida que aumenta la competencia. En la segunda, los individuos dominantes reclaman suficientes recursos para el desarrollo y la reproducción. Los demás no producen descendencia o mueren. La competencia implica la interferencia entre individuos o interacciones indirectas a través de la explotación de recursos.

Competencia, crecimiento y supervivencia (11.4)

La competencia por recursos limitados puede reducir o retrasar el crecimiento y desarrollo. Hasta cierto punto, las plantas responden a la competencia al modificar la forma y el tamaño. Luego comienzan a presentar una mortalidad dependiente de la densidad.

Competencia y reproducción (11.5)

Una elevada densidad poblacional y la competencia también sirven para retrasar la reproducción en animales y reducir la fecundidad en plantas y animales.

Densidad y estrés (11.6)

El estrés ocasionado por el abarrotamiento puede originar retrasos en la reproducción, comportamientos anormales y una menor capacidad de resistir enfermedades e infecciones parasitarias en animales, así como un menor crecimiento y producción de semillas en plantas.

Dispersión (11.7)

La dispersión constituye un fenómeno permanente en las poblaciones. Cuando se produce la dispersión en respuesta a la explotación excesiva de recursos o el abarrotamiento, no funciona como mecanismo de regulación poblacional. Sin embargo, puede servir para regular poblaciones si la tasa de dispersión aumenta frente al crecimiento poblacional.

Comportamiento social (11.8)

La competencia intraespecífica se expresa a través del comportamiento social. El grado de tolerancia limita la cantidad de animales de determinada zona y el acceso de algunos animales a los recursos esenciales. La jerarquía social se basa en la dominancia. Los individuos dominantes obtienen la mayor parte de los recursos. La escasez debe ser soportada por los individuos subordinados. Esta dominancia social puede funcionar como un mecanismo de regulación poblacional.

Territorialidad (11.9)

Las interacciones sociales influyen en la distribución y movimiento de los animales. La zona que ocupa un animal habitualmente en el ciclo vital es su área de acción. El tamaño corporal afecta el tamaño del área de acción.

Si el animal o un grupo de animales defiende una parte o la totalidad del área de acción como zona exclusiva, muestra territorialidad. La zona defendida es su territorio. Los animales defienden el territorio mediante cantos, llamadas, exhibiciones, aromas químicos y peleas. La territorialidad es una forma de competencia de torneo en la que una parte de la población se ve excluída de la reproducción. Estos individuos no reproductores funcionan como una reserva flotante de reproductores potenciales, disponibles para reemplazar las pérdidas de dueños territoriales. En este sentido, la territorialidad sirve como mecanismo de regulación poblacional.

Las plantas se apoderan de espacio (11.10)

Las plantas no son territoriales en el mismo sentido que los animales, aunque se apoderan del espacio, excluyendo a otros individuos del mismo tamaño o más pequeños. Las plantas capturan y ocupan espacio al interceptar luz, humedad y nutrientes.

Factores independientes de la densidad (11.11)

Las influencias independientes de la densidad, como el clima, influyen en las poblaciones pero no las regulan. Pueden reducir poblaciones al punto de extinción local. No obstante, los efectos no varían con la densidad poblacional. La regulación implica retroalimentación.

Preguntas de estudio

1. ¿Cuál es la diferencia entre los modelos exponencial y logístico de crecimiento poblacional?
2. ¿Cuál es la definición de capacidad de carga (K)? ¿Cómo se emplea en el marco del modelo logístico para introducir un mecanismo de regulación poblacional dependiente de la densidad?
3. Se ha observado de los diversos ejemplos del Capítulo 11 que la competencia entre individuos de una población puede producir una relación inversa entre la densidad poblacional y el crecimiento (véase la Figura 11.3) y la reproducción (véase la Figura 11.8) de los individuos de la población. Además de la relación inversa mencionada, ¿qué condiciones deben darse para que el investigador pueda afirmar que la competencia origina estas relaciones?
4. La competencia puede servir como mecanismo de regulación poblacional dependiente de la densidad. ¿Cómo difieren la competencia de pelea y de torneo respecto de los efectos que ejercen en el crecimiento (regulación) poblacional?
5. Indique las diferencias entre el área de acción y el territorio.
6. ¿Cómo influye la relación entre el tamaño corporal y el del área de acción en los cálculos de densidad poblacional y abundancia analizados en el Capítulo 9?
7. ¿Qué condición debe darse para que la territorialidad funcione como mecanismo de regulación del crecimiento (y la densidad) poblacional dependiente de la densidad?
8. ¿Cómo opera la dominancia social en una población para regular el crecimiento poblacional?
9. Años de precipitaciones por debajo del promedio en el Parque Nacional Kruger (Sudáfrica) ocasionan una disminución en el crecimiento y productividad de hierba. En consecuencia, aumentan las tasas de mortalidad en las poblaciones de herbívoros, como el búfalo africano, lo que produce una disminución en la densidad poblacional. Según la información suministrada, ¿es posible concluir que las variaciones anuales en el nivel de precipitaciones en Kruger sirven como un mecanismo dependiente de la densidad que regula el crecimiento en la población de búfalos? ¿Hay alguna información adicional que pudiere modificar la respuesta?

Bibliografía adicional

Barrett, G. W. y E. P. Odum. 2000. The twenty–first century: The world at carrying capacity. *Bioscience* 50:363-68.

Un análisis sobre la relación entre el crecimiento en la población humana global, el crecimiento económico y la capacidad de carga mundial.

Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers.* Londres: Oxford Univ. Press.

Un texto clásico sobre la regulación poblacional que los interesados en el desarrollo histórico del pensamiento sobre ecología poblacional no deben dejar de leer.

Murdoch, W. W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75:271-87.

Este excelente informe contrasta la teoría de regulación poblacional según los ecólogos y las dificultades para detectar la regulación de forma experimental en las poblaciones naturales.

Newton, I. 1998. *Population limitation in birds.* Londres: Academic Press Limited.

Los Capítulos 2 a 5 presentan una excelente y clara introducción sobre la regulación poblacional.

Sinclair, A. R. E. 1997. *The African buffalo: A study of resource limitations of populations.* Chicago: University of Chicago Press.

Un estudio clásico de la regulación poblacional intraespecífica. Brinda un ejemplo de la interacción entre un grupo de factores que en conjunto sirven para regular la población de este herbívoro de gran tamaño.

Stephens, P. A. y W. J. Sutherland. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 14:401-5.

Una revisión extensa y técnica del concepto del efecto Allee en la regulación poblacional.

Turchin, P. 1999. Population regulation: A synthetic view. *Oikos* 84:160-3.

Un excelente debate sobre las cuestiones más generales vinculadas con la regulación de poblaciones naturales.

Wolff, J. O. 1997. Population regulation in mammals: An evolutionary perspective. *Journal of Animal Ecology* 66:1-13.

Constituye un excelente debate sobre las cuestiones más generales vinculadas con la regulación de poblaciones naturales.

Capítulo 12 | Metapoblaciones

12.1 Cuatro condiciones definen una metapoblación
12.2 La dinámica metapoblacional consiste en el equilibrio entre la colonización y la extinción
12.3 La superficie de parcela y el aislamiento influyen en la dinámica metapoblacional
12.4 La heterogeneidad del hábitat afecta a la persistencia de las poblaciones locales
12.5 Algunas parcelas de hábitat constituyen la principal fuente de emigrantes
12.6 Ciertos factores sirven para sincronizar la dinámica de las poblaciones locales
12.7 Las especies difieren en la tasa potencial de colonización y de extinción
12.8 La manera óptima de analizar el concepto de población es a través de un marco jerárquico

En los Capítulos 10 y 11 se analizó la ecología de poblaciones que forman una sola unidad espacial donde los individuos comparten el mismo entorno. En la distribución geográfica de una especie, sin embargo, las condiciones ambientales habitualmente no son favorables por igual para la supervivencia, desarrollo y reproducción exitosa de los individuos. Por el contrario, un hábitat adecuado se compone de una red de parcelas de diferentes formas y tamaños en el extenso paisaje de hábitat no adecuados (Figura 12.1). En los lugares donde estas parcelas de hábitat son lo suficientemente amplias como para mantener poblaciones que se reproducen a nivel local, la población de una especie consiste de un grupo de subpoblaciones espacialmente diferentes. En 1970, el ecólogo de poblaciones Richard Levins de la Universidad de Harvard acuñó el término metapoblación para describir una población que consiste en diversas poblaciones locales, es decir, una población de poblaciones.

Del mismo modo en que se definió una población como un grupo de individuos de la misma especie que interaccionan entre sí y que ocupan un determinado hábitat, la metapoblación es un conjunto de poblaciones locales que interactúan en un área o región más extensa. ¿En qué se diferencia la dinámica de este conjunto de poblaciones locales de la de una población única y continua? La respuesta depende del grado en que las dinámica de las diversas poblaciones locales se relacionan. Los modelos de dinámica poblacional presentados en los Capítulos 10 y 11 suponen que las poblaciones son cerradas, sin inmigración o emigración (véase la introducción del Capítulo10) y que, por lo tanto, el crecimiento poblacional varía únicamente en función de los procesos de natalidad y mortalidad. En este contexto, la dinámica de cada población local sería independiente, y la de la metapoblación (el conjunto de poblaciones locales que ocupa la región) sería simplemente la suma de las dinámicas presentadas por las subpoblaciones locales.

Si el movimiento de individuos hacia y desde las poblaciones locales ejerce una influencia significativa en la dinámica de éstas, es necesario, entonces, formular un marco más amplio. Por ejemplo, Paul Ehrlich y sus colegas de la Universidad de Stanford, California, han estudiado durante tres décadas la dinámica poblacional de las mariposas del género *Euphydryas* que ocupan las zonas de suelos de serpentina en las cercanías de la Bahía de San Francisco. La población analizada con mayor profundidad es la de *Euphydryas editha*, de la Reserva Biológica Jasper Ridge de la Universidad de Stanford. Se descubrió que la colonia

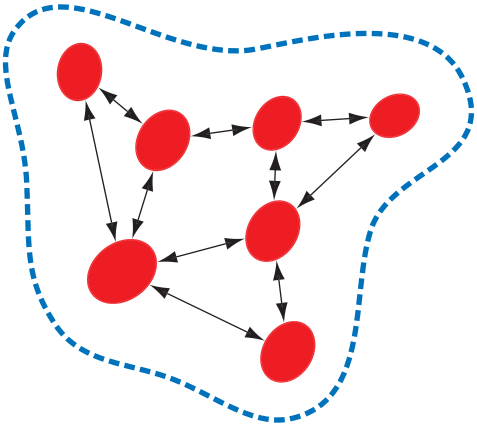
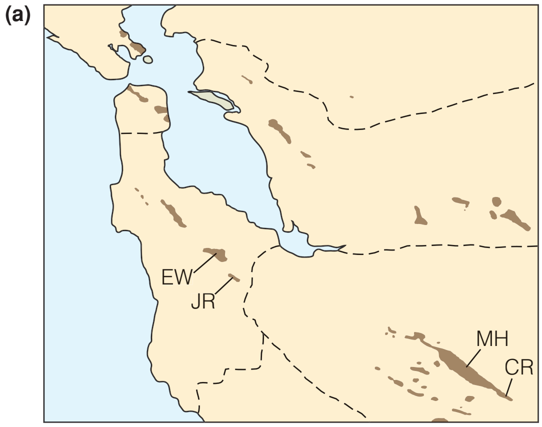
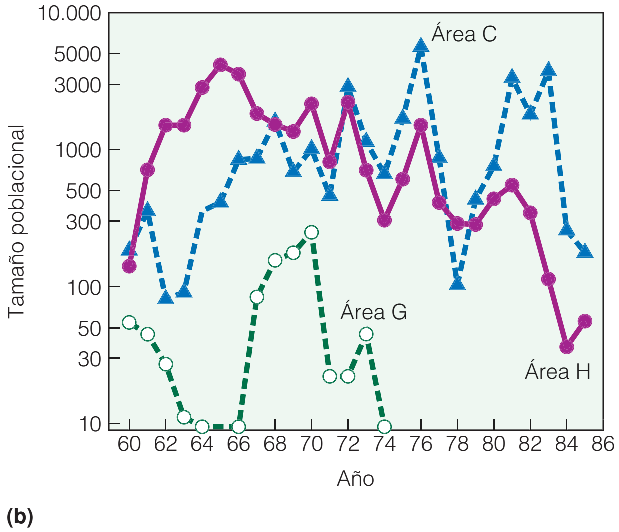


Figura 12.1 | En el concepto de metapoblación, la distribución de una especie (indicada con la línea punteada) se compone de un grupo de subpoblaciones o poblaciones locales (círculos rojos) que se relacionan mediante la dispersión (movimiento de individuos representado por las flechas).

mariposas estaba compuesta por tres poblaciones localizadas, aisladas de tal manera que contaban con dinámicas independientes. La dinámica de cada una de las tres poblaciones locales de Jasper Ridge se ha documentado desde 1960 y se presenta en la Figura 12.2. Cabe destacar que una de las poblaciones (área G) se extinguió en 1964, se reestableció en 1966 y se extinguió de nuevo en 1974. El reestablecimiento de la población en el área G tras una extinción local (extirpación) se produjo como resultado de la emigración de las otras dos poblaciones que habitan Jasper Ridge. Si las subpoblaciones hubieran estado cerradas (sin inmigración), el área G habría permanecido desocupada. En este ejemplo, no obstante, las poblaciones locales no funcionaron aisladas, sino que interactuaron mediante la dispersión (inmigración y emigración) con las otras subpoblaciones en la extensa área de Jasper Ridge. En otras palabras, funcionaron como una metapoblación y, a fin de comprender la dinámica regional de la especie, es necesario entender los procesos que operan tanto a nivel de la población local como a nivel de la metapoblación.





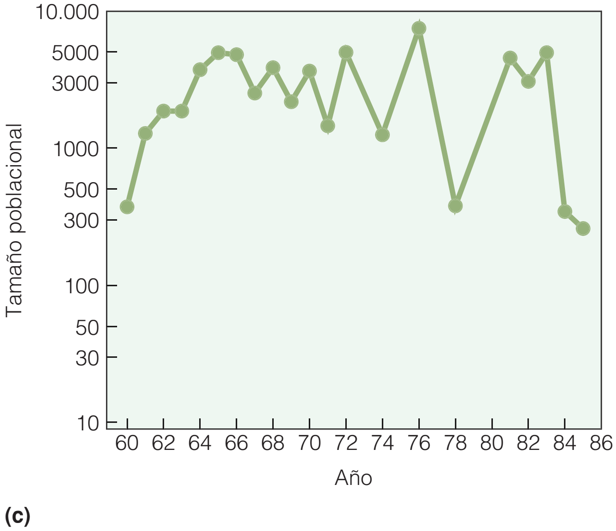


Figura 12.2 | Dinámica de tres poblaciones locales de la mariposa *Euphydryas editha*. **(a)** Distribución de suelos de serpentina en la región de la Bahía de San Francisco, incluyendo hábitats de pradera de la mariposa del género *Euphydryas*. EW = Parque Edgewood, JR = Jasper Ridge, CR = Reserva Coyote y MH = Morgan Hill. **(b)** Cambios en el tamaño poblacional de las poblaciones locales de tres áreas de Jasper Ridge (áreas C, G y H). Cabe subrayar la extinción y recolonización que se produjeron en el área G. **(c)** La dinámica del tamaño poblacional para la población de Jasper Ridge, si no se hubieran identificado las diferentes subpoblaciones (dinámica colectiva de la metapoblación de Jasper Ridge). (Adaptado de Ehrlich 1987.)

12.1 | Cuatro condiciones definen una metapoblación

Si bien muchas poblaciones presentan una distribución espacial fragmentaria (véase el Apartado 9.5), Ilkka Hanski de la Universidad de Helsinki, uno de los ecólogos de mayor renombre en el tema de la biología metapoblacional, propuso cuatro condiciones necesarias para que pueda aplicarse el término *metapoblación* a un sistema de poblaciones locales. Las cuatro condiciones son: (1) el hábitat adecuado se produce en diferentes parcelas que pueden estar ocupadas por poblaciones que se reproducen a nivel local; (2) incluso las poblaciones más grandes tienen un riesgo considerable de extinción; (3) las parcelas de hábitat no deben estar aisladas de tal modo que no permitan la recolonización tras una extinción local; y (4) las dinámicas de las poblaciones locales no están sincronizadas. Sin embargo, no todos los usos del término *metapoblación* por parte de ecólogos se limitan al estricto conjunto de condiciones originalmente definidas por Hanski. En muchas aplicaciones del concepto, la metapoblación consiste en una *población central* más extensa que sirve como la fuente principal de emigrantes para las *poblaciones satélite* más pequeñas. De acuerdo con este conjunto de condiciones, la probabilidad de afrontar una extinción local para la población central puede ser extremadamente pequeña (véase la segunda condición mencionada más arriba). Se analizará la aplicación de este uso más amplio del término *metapoblación* en el Apartado 12.5.

La dinámica de una metapoblación difiere del análisis de dinámica poblacional realizado con anterioridad en el sentido de que se regula mediante dos grupos de procesos que operan a dos escalas espaciales diferentes. En la escala **local** o **intraterritorial**, los individuos se mueven e interactúan entre sí en el transcurso de las actividades de rutina de alimentación y reproducción. El crecimiento y la regulación poblacional a nivel local se determinan según los procesos demográficos (natalidad y mortalidad) presentados en el Capítulo 10.

La segunda escala es la **escala metapoblacional** o **regional**, que engloba el conjunto de poblaciones locales (parcelas) que componen la metapoblación. En esta escala, la dinámica se regula mediante la interacción de las poblaciones locales, es decir, el proceso de dispersión y colonización. Debido a que todas las poblaciones locales enfrentan la probabilidad de extinguirse, la persistencia a largo plazo de la metapoblación depende del proceso de (re)colonización.

El proceso de colonización implica el movimiento de individuos de las parcelas ocupadas (poblaciones locales existentes) a fragmentos desocupados con el objeto de formar nuevas poblaciones locales. Los individuos que se mueven de una parcela (población) a otra habitualmente cruzan tipos de hábitat que no son adecuados para las actividades de alimentación y reproducción, y con frecuencia enfrentan el considerable riesgo de no encontrar otro hábitat adecuado en el cual establecerse. Esta dispersión de individuos entre poblaciones locales constituye una característica clave de la dinámica metapoblacional. Si no existen individuos que se mueven entre parcelas de hábitat, las poblaciones locales actuarán de forma independiente. Si el movimiento de individuos entre las poblaciones locales es lo suficientemente elevado, las poblaciones locales funcionarán, por lo tanto, como una única población extensa. En dichas circunstancias, la dinámica de las diversas poblaciones locales se sincronizaría y serían igualmente susceptibles a los factores que pueden conducir a una posible extinción (véase la cuarta condición mencionada anteriormente).

En los niveles de dispersión intermedios, surge una dinámica en la que los procesos de extinción local y recolonización logran cierto equilibrio, en los que la metapoblación existe como un mosaico cambiante de fragmentos de hábitat ocupados y desocupados. El concepto de metapoblación, por lo tanto, se vincula estrechamente a los procesos de renovación poblacional —la extinción y el establecimiento de nuevas poblaciones— y el estudio de la dinámica metapoblacional es esencialmente el estudio de las condiciones en las cuales estos dos procesos se equilibran.

12.2 | La dinámica metapoblacional consiste en el equilibrio entre la colonización y la extinción

El concepto fundamental de persistencia metapoblacional consiste en un equilibrio dinámico entre la extinción de poblaciones locales y la recolonización de fragmentos de hábitat desocupados. En 1970, Levins propuso un sencillo modelo de dinámica metapoblacional, en el que el tamaño metapoblacional se define como la fracción de parcelas de hábitat (diferentes) (P) ocupadas en un período de tiempo (t). En determinado intervalo de tiempo, cada una de las subpoblaciones que ocupan una parcela de hábitat cuenta con la probabilidad de extinguirse (e). Por lo tanto, si P es la fracción de parcelas ocupadas durante el intervalo de tiempo, la tasa a la que las subpoblaciones se extinguirán (E) se definirá de la siguiente manera:

$$E = eP$$

La tasa de colonización de fragmentos desocupados (C) depende de la fracción de parcelas desocupadas ($1 - P$) disponibles para la colonización y la fracción de fragmentos ocupados que proporcionan colonos (P), multiplicada por la probabilidad de colonización (m), una constante que refleja la tasa de movimiento (dispersión) de individuos entre parcelas de hábitat. Por ende, la tasa de colonización será:

$$C = [mP(1 - P)]$$

Es posible considerar el crecimiento de la metapoblación de forma análoga al análisis sobre el crecimiento poblacional realizado en el Capítulo 10, en donde el cambio en la población durante determinado intervalo de tiempo (t) se expresa como la diferencia entre las tasas de natalidad y mortalidad ($\Delta N/\Delta t = b - d$). La modificación en la metapoblación, definida como la fracción de parcelas de hábitat ocupadas por poblaciones locales en el tiempo ($\Delta P/\Delta t$), puede expresarse como la diferencia entre las tasas de colonización C y de extinción E:

$$\Delta P/\Delta t = C - E$$

o

$$\Delta P/\Delta t = [mP(1 - P)] - eP$$

El modelo de crecimiento metapoblacional opera de manera similar al modelo logístico presentado en el Capítulo 10, en el que el crecimiento se regula de forma dependiente de la densidad. Quizás esto no parezca evidente (al menos para la mayoría) si simplemente se observa la ecuación definida anteriormente, aunque sería mucho más fácil de comprobar si se analiza la ecuación anterior mediante gráficos.

Para cualquier valor de e y m, es posible representar mediante gráficos las tasas de extinción (E) y colonización (C) en función de la proporción de parcelas de hábitat ocupadas (P) (Figura 12.3). La tasa de extinción aumenta de forma lineal con P, mientras que la tasa de colonización forma una curva convexa, incrementándose inicialmente con la proporción de fragmentos ocupados y luego disminuyéndose a medida que la proporción se aproxima a 1,0 (todas las parcelas se han ocupado). El valor de P en donde las líneas se cruzan representa el valor de equilibrio, $\boldsymbol{P}$. En este punto las tasas de extinción y colonización son equivalente ($E = C$) y la tasa de crecimiento de la metapoblación es cero ($\Delta P/\Delta t = 0$). Se trata de un valor en equilibrio dado que, cuando la fracción de parcelas ocupadas (P) se encuentra por debajo de este valor ($\boldsymbol{P}$), la tasa de colonización excede a la de extinción y la cantidad de fragmentos de hábitat ocupados aumenta. Por el contrario, si el valor de P excede al de $\boldsymbol{P}$, la tasa de extinción supera la de colonización y el tamaño de la metapoblación (cantidad de parcelas ocupadas) disminuye. Por lo tanto, al igual que en el modelo logístico, en el que la densidad poblacional (N) tiende al tamaño poblacional en equilibrio representado por la capacidad de carga (K), en el modelo metapoblacional, la densidad de la metapoblación P (proporción de parcelas ocupadas) tenderá al tamaño metapoblacional en equilibrio representado por $\boldsymbol{P}$.

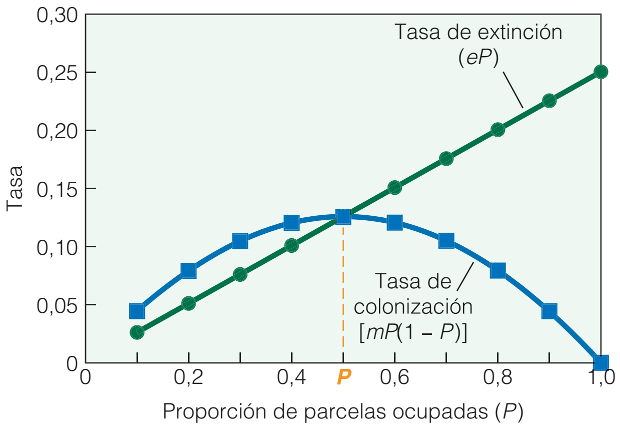


Figura 12.3 | Las tasas de extinción y colonización en función de la ocupación de parcelas (P, la proporción de parcelas de hábitat disponibles que se ocupan), según el modelo de Levins de la dinámica metapoblacional: $\Delta P/\Delta t = [mP(1 - P)] - eP$. Los valores de m (probabilidad de colonización) y e (probabilidad de extinción) se establecieron en 0,5 y 0,25, respectivamente. Cabe destacar que el valor en equilibrio de la ocupación de parcelas (P) es de 0,5. Éste es el valor en el que la tasa de extinción equivale a la de colonización. Cuando los valores de P superan 0,5, la tasa de cambio es negativa y el valor de P disminuye, mientras que, cuando los valores de P se encuentran por debajo del valor en equilibrio (<0,5), la tasa de cambio es positiva y P aumenta con el tiempo.

El valor de equilibrio de P constituye una función de la probabilidad de extinción (e) y colonización (m):

$$\boldsymbol{P} = 1 - \frac{e}{m}$$

Se calcula matemáticamente el valor en equilibrio con la ecuación de crecimiento metapoblacional al definir que la tasa de crecimiento equivale a cero: $\Delta P/\Delta t = 0$ (véase Cuantificando la ecología 12.1: Proporción en equilibrio de parcelas ocupadas).

El modelo de Levins presentado anteriormente realiza una serie de suposiciones para simplificar los cálculos. El modelo supone que todas las parcelas son iguales en tamaño y calidad como hábitat. Con respecto al proceso de colonización, el modelo supone que cada parcela realiza el mismo aporte a la reserva de emigrantes y que estos emigrantes tienen la misma probabilidad de colonizar cualquiera de los fragmentos de hábitat desocupados. Por último, supone que la probabilidad de extinción que enfrenta cualquier población local es independiente de todas las otras poblaciones locales, es decir, la dinámica de las poblaciones locales son asíncronas.

En realidad, cada una de estas suposiciones pueden ser irreales (y probablemente lo sean) para las metapoblaciones que surgen de forma natural. Las poblaciones locales con frecuencia difieren en la vulnerabilidad frente a la

Cuantificando la ecología 12.1 | *Proporción en equilibrio de parcelas ocupadas*

Cuando la tasa de extinción de la población local (E) equivale a la tasa a la que se colonizan las parcelas de hábitat desocupadas (C), el tamaño metapoblacional, medida en términos de la proporción de parcelas de hábitat ocupadas (la cantidad de población local), estará en equilibrio (véase la Figura 12.3). Al establecer que $\Delta P/\Delta t$ equivale a cero, es posible definir lo siguiente para el valor en equilibrio $\boldsymbol{P}$:

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = 0$$

$$[mP(1-P)] - eP = 0$$

Por medio de la sustitución algebraica es posible definir lo siguiente para P (el valor en equilibrio $\boldsymbol{P}$)

$$mP(1-P) = eP$$

se dividen ambos lados de la ecuación por P

$$m(1-P) = e$$

luego se dividen ambos lados de la ecuación por m

$$1 - P = \frac{e}{m}$$

se resta 1 de ambos lados

$$-P = -1 + \frac{e}{m}$$

luego multiplica ambos lados de la ecuación por −1

$$P = 1 - \frac{e}{m}$$

Para que la metapoblación persista, el valor en equilibrio P debe ser mayor que cero, por lo que la probabilidad de extinción (e) no puede superar la probabilidad de colonización (m). ●

1. ¿De qué manera el concepto de $\boldsymbol{P}$ (la proporción en equilibrio de parcelas ocupadas) es similar al concepto de capacidad de carga (K) presentado en el Capítulo 11?

extinción. Las parcelas de hábitat presentan distintos tamaños y una ubicación espacial en relación con las demás y las características a gran escala del ambiente regional suelen operar para sincronizar la dinámica de las poblaciones locales. Se estudiarán las consecuencias sobre la dinámica metapoblacional al ampliar cada una de las presentes suposiciones en los siguientes apartados.

12.3 | La superficie de parcela y el aislamiento influyen en la dinámica metapoblacional

Si bien el modelo simple de dinámica metapoblacional presentado anteriormente supone que todas las parcelas de hábitat son iguales (en tamaño y calidad) y realizan el mismo aporte a la reserva de colonizadores potenciales, en realidad los fragmentos de hábitat difieren en tamaño y calidad. La capacidad de los individuos de dispersarse entre parcelas de hábitat se relaciona directamente con su organización espacial en el paisaje, es decir, el grado de aislamiento (véase la Figura 12.1). El trabajo de Oskar Kindvall e Ingemar Ahlen de la Universidad Sueca de Ciencias Agrícolas ilustra la importancia de la ubicación y el tamaño de las parcelas de hábitat en la dinámica metapoblacional. Kindvall y Ahlen llevaron a cabo un estudio de la dinámica metapoblacional del grillo bicolor de matorral (*Metrioptera bicolor*) en el valle de Vomb, Suecia. El grillo bicolor de matorral, un insecto hoja de tamaño mediano (12-19 mm) no volador (Figura 12.4a), habita parcelas de hierba y monte de diferentes tamaños y aislamiento en un paisaje en el que predomina el bosque de pinos. Se observó la metapoblación tres veces, en 1985, 1989 y 1900. La Figura 12.4b indica la distribución de los fragmentos de hábitat potenciales en el valle. Durante el período de estudio, la proporción de parcelas disponibles ocupadas varió entre un 72 y un 79 por ciento. Los patrones de ocupación se vinculaban directamente con las características de las parcelas de hábitat y la influecia de éstas en los patrones de extinción y colonización.

En total se colonizaron (o se recolonizaron tras una extinción local)18 parcelas de hábitat durante el período de estudio. Estas parcelas estaban menos aisladas que las que no se colonizaron (Figura 12.4c) La probabilidad de colonización disminuye de forma notable cuando la distancia entre parcelas es de más de 100 m. La mayor distancia entre

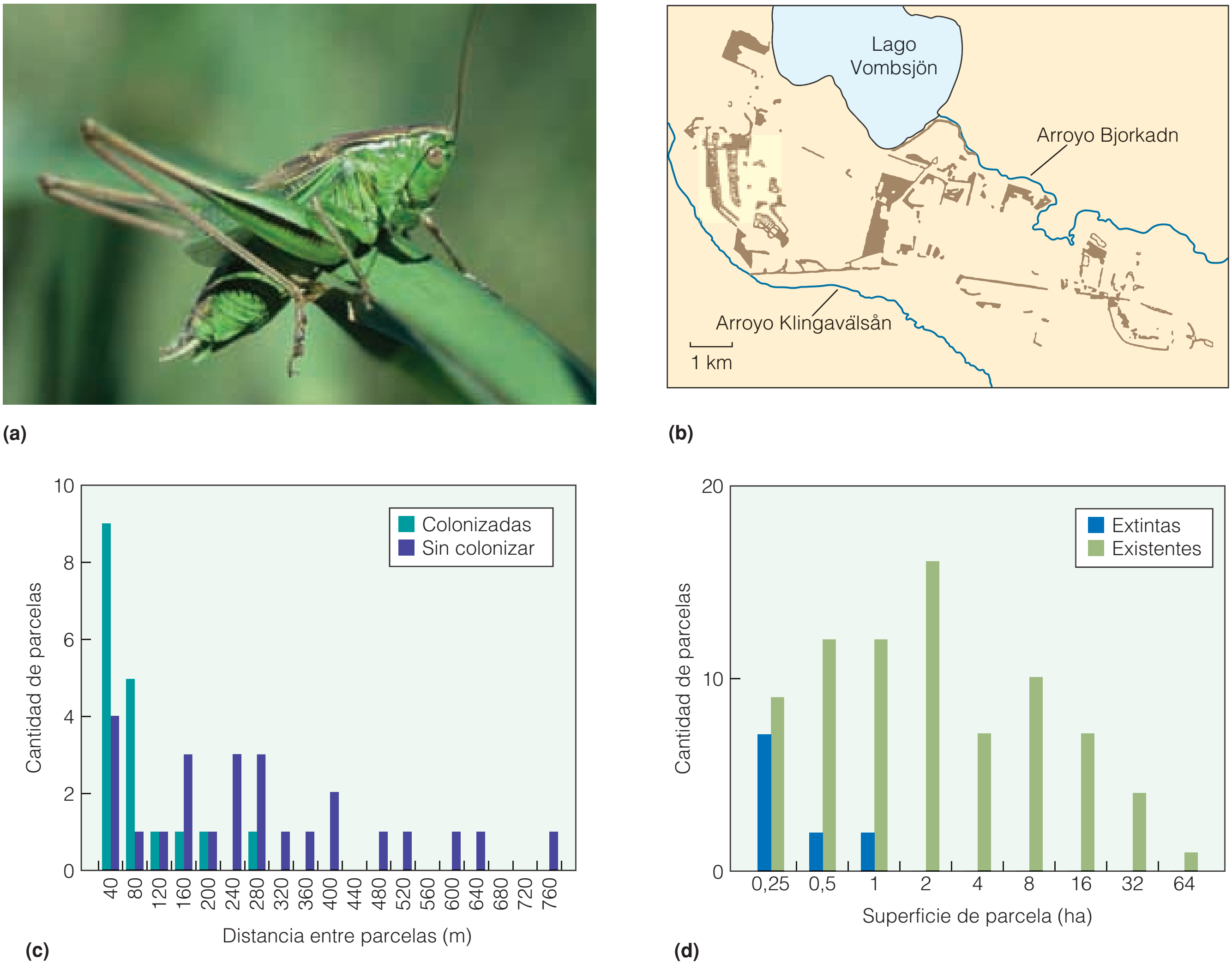


Figura 12.4 | La metapoblación sueca de grillos bicolor de matorral (*Metrioptera bicolor*) **(a)** se ubica al sur del Lago Vombsjön, rodeado por dos arroyos **(b)**. Se indican con color pardo las parcelas de pradera con poblaciones locales que no se extinguieron durante el período de estudio entre 1989 y 1994. Las otras áreas sombreadas fueron ocupadas parcialmente o nunca fueron ocupadas durante el período de estudio. **(c)** La distribución de frecuencia de la distancia entre parcelas de las parcelas que se colonizaron y aquellas que no fueron colonizadas durante el período de estudio. **(d)** La distribución de frecuencia de las áreas de parcelas con poblaciones existentes y aquellas donde la población local se extinguió durante el período de estudio. (Adaptado de Kindvall 1992). Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para realizar una prueba de chi-cuadrado.

parcelas registrada para la colonización por grillos fue de 250 m en campos agrícolas. Las parcelas colonizadas y sin colonizar no variaban significativamente en cuanto al tamaño, aunque el tamaño de parcela afectó la probabilidad de extinción.

Entre 1986 y 1990, se extinguieron un total de 18 poblaciones locales. La destrucción o alteración del hábitat, tales como el pastoreo, la construcción de viviendas o la utilización de pesticidas, ocasionaron seis de dichas extinciones (véase Cuestiones de ecología: Concepto de metapoblación en la ecología de conservación). Las otras 12 extinciones se produjeron en parcelas sin cambios observables en el hábitat. Estas 12 parcelas eran significativamente más pequeñas que las que presentaban poblaciones persistentes (Figura 12.4d). El riesgo de extinción local aparentemente aumenta con la disminución del tamaño de parcela. Sin embargo, la probabilidad de extinción de la población local no pareció verse afectada por el aislamiento de la parcela.

Se observó que la influencia del tamaño de parcela en la persistencia de poblaciones locales del grillo bicolor de matorral era indirecta, a través del efecto del tamaño de parcela sobre el tamaño de las poblaciones locales. Los investigadores encontraron una importante relación positiva entre el tamaño de parcela y el tamaño de población local (Figura 12.5). Los datos revelaron que el riesgo de extinción local se incrementa para tamaños de parcela inferiores a una hectárea y media (Figura 12.4d), que se corresponde con un tamaño poblacional crítico de unos 12 machos. En 1990, sólo el 67 por ciento de las parcelas adecuadas superaban la hectárea y media, aunque el 79 por ciento de los fragmentos de hábitat estaban ocupados. La fracción de parcelas de hábitat ocupadas (P) se mantuvo en un valor más elevado que el que se estimaba con el aislamiento de fragmentos que se produjo como resultado de la recolonización luego de una extinción local. La fracción de parcelas ocupadas (*P*) se mantuvo relativamente constante durante el período de estudio (5 años), aunque se ocuparon diferentes parcelas cada año.

Como se observa de los ejemplos anteriores, tanto el tamaño de parcela como el aislamiento influyen en la dinámica de la población local, es decir, la persistencia de la metapoblación depende de ambos factores. La interacción entre la superficie de parcela y el aislamiento se ilustra en la obra de C. D. Thomas y T. M. Jones del Imperial College de Inglaterra. Ambos analizaron los patrones de extinción y colonización de la mariposa saltadora rayada común (*Hesperia comma*) en hábitat de pradera de las colinas del norte y sur del sur de Inglaterra (Figura 12.6a). La probabilidad de extinción local disminuyó frente al aumento de la superficie de parcela y se incrementó con el aislamiento. En contraste, la probabilidad de colonización aumentó con la superficie de parcela y se redujo con el aislamiento de otras poblaciones locales. Como resultado, mostrado en la Figura 12.6, se observa un claro patrón de probabilidad de ocupación de parcela creciente frente a la disminución del aislamiento y el aumento de la superficie de parcela, donde el mayor tamaño de parcela compensa el creciente grado de aislamiento de las poblaciones vecinas.

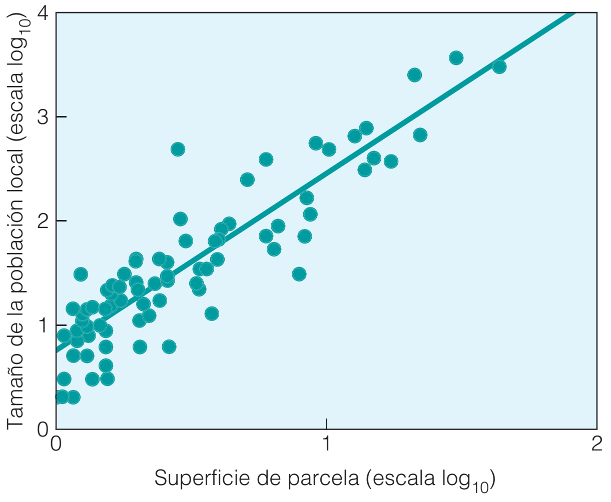


Figura 12.5 | Relación entre el tamaño de la población local y la superficie de parcela en la metapoblación de grillos bicolor de matorral, *Metrioptera bicolor* (véase la Figura 12.4 para visualizar el mapa del sitio). Los valores para el tamaño poblacional y la parcela se transformaron con algoritmos. La línea representa la tendencia general definida en términos de la regresión lineal simple: $y = 1{,}70x + 0{,}74$ ($n = 83$, $r^2 = 0{,}81$). (Adaptado de Kindvall 1992.) Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para revisar la regresión lineal.

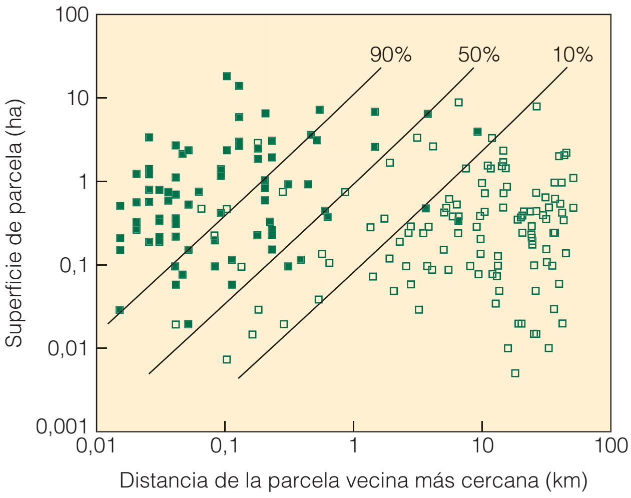


Figura 12.6 | Distribución de parcelas de hábitat ocupadas (cuadrados sólidos) y vacantes (cuadrados vacíos) de la mariposa saltadora rayada común (*Hesperia comma*). Las líneas indican el 90, 50 y 10 por ciento de probabilidad de ocupación. Cabe destacar el efecto compensatorio del aislamiento y la superficie de parcela sobre la ocupación. (Adaptado de Thomas 1993.)

Con el fin de estudiar la manera en que estos dos factores, el tamaño de parcela y el aislamiento, interactúan para compensar la dinámica de ocupación de parcela (*P*), es posible emplear el modelo gráfico de crecimiento metapoblacional presentado en la Figura 12.3. El aislamiento (distancia respecto de las parcelas vecinas) disminuye la probabilidad de colonización (*m*) y, por ende, reduce la tasa de colonización (*C*). El aumento del tamaño de parcela disminuye la probabilidad de extinción (*e*) y, por lo tanto, la tasa de extinción (*E*). Las modificaciones en las tasas de colonización y extinción sirven para cambiar el valor en equilibrio de *P* (la proporción de parcelas que se ocupan) (Figura 12.7). Un mayor aislamiento reduce el valor en equilibrio de *P*, mientras que el aumento en el tamaño de parcela contribuye a incrementar éste último.

El efecto compensatorio entre el tamaño de parcela y el aislamiento puede también observarse en la Figura 12.7. Es posible compensar el aumento en el aislamiento de parcelas de hábitat mediante el incremento en el tamaño de parcela promedio y, por el contrario, se compensa la disminución en éste último a través de un menor grado de aislamiento.

Cuestiones de ecología | Concepto de metapoblación en la ecología de conservación

La actividad humana tiene un impacto creciente en los patrones de la cubierta terrestre. La conversión de ecosistemas naturales, tales como bosques y praderas, a campos agrícolas y plantaciones de bosque altamente administrados ocasiona la pérdida a gran escala de hábitats para innumerables especies animales y vegetales (véase los Capítulos 19 y 28). Como resultado de esta extendida conversión de la cubierta terrestre, se produce la framentación de hábitat (véase la Figura 28.4). Junto con ésta, las poblaciones que alguna vez fueron continuas también se fragmentan en una red de poblaciones locales con diferentes grados de aislamiento y riesgos de extinción. El lince ibérico (*Lynx pardinus*) constituye un ejemplo de ésto.

El lince ibérico, considerada la especie felina en mayor peligro de extinción, se limita a la Península Ibérica (España y Portugal) del sudoeste de Europa. Este felino de tamaño mediano (9-15 kg de peso) cuya población mundial se encuentra por debajo de los 1.000 individuos se distribuye en nueve poblaciones aisladas espacial y genéticamente (Figura 1a). Cada una de estas poblaciones se fragmenta a su vez en poblaciones locales separadas relacionadas mediante la dispersión. En consecuencia, estas poblaciones se ajustan a la definición más amplia de metapoblación. La metapoblación del lince ibérico más estudiada es la de la región del Parque Nacional de Doñana en el sudoeste de España (Figura 1b). Esta población de linces se distribuye de forma fragmentada en una superficie de aproximadamente 1.500 km^2 y ha estado aislada del resto de la distribución de linces durante al menos los últimos 50 años. Con anterioridad a la década de 1950, el lince presentaba una distribución continua en todas las regiones de Doñana, pero en el último medio siglo las actividades humanas han ocasionado la fragmentación de la distribución original. La agricultura y el desarrollo turístico predominan en la actualidad en las regiones próximas al Parque Nacional de Doñana, incluyendo carreteras intensamente transitadas y zonas urbanas, lo que limita fuertemente los patrones de movimiento.

La comprensión de que esta población de felinos opera como una metapoblación resulta esencial para los esfuerzos de gestión que se llevan a cabo con el objeto de proteger la especie. La persistencia de esta especie depende del mantenimiento del intercambio entre las subpoblaciones locales. En la actualidad, se realizan esfuerzos para crear corredores de hábitat natural que permitirán que los individuos se muevan con seguridad entre las parcelas de hábitat, que se reduzcan los casos de linces muertos por accidentes de tráfico y que se fomente el intercambio genético entre las poblaciones locales.

Se analizará el papel del concepto de metapoblación aplicado a la fragmentación de hábitats de manera más extensa en el Capítulo 28, cuando se estudien los temas actuales respecto de la conservación de la diversidad de especies. ●

1. Indique una especie vegetal o animal nativa del lugar o región que habita y cuya población se haya fragmentado a causa de los cambios en el uso del suelo. ¿Qué procesos han dado origen a la fragmentación de hábitat? ¿Cuál es la capacidad de la especie para dispersarse entre parcelas de hábitat?

12.4 | La heterogeneidad del hábitat afecta a la persistencia de las poblaciones locales

Además de mantener poblaciones locales más grandes (mayor capacidad de carga), un mayor tamaño de parcela también afecta la persistencia de poblaciones locales al incrementar el potencial para la heterogeneidad ambiental. Diversos estudios han demostrado que las parcelas más extensas cuentan con el potencial de presentar mayor heterogeneidad espacial que las pequeñas. Como resultado, pueden incluir tipos de hábitat inexistentes en áreas reducidas. Una importante consecuencia de la heterogeneidad ambiental es que, cuando las condiciones ambientales se alteran, es posible que los recursos esenciales (hábitat o alimento) para determinada especie desaparezcan por completo en parcelas reducidas (aunque quizás sólo de forma temporal), mientras que en las áreas de mayor extensión es más probable que se mantengan las condiciones favorables en alguna parte de la parcela. Esta hipótesis, por lo tanto, señala que una mayor superficie reduce el riesgo de extinción al mantener una mayor heterogeneidad del hábitat, disminuyendo el impacto de la estocasticidad ambiental (véase el Apartado 10.8).

En el estudio sobre la dinámica metapoblacional de los grillos bicolor de matorral (véase el Apartado anterior),

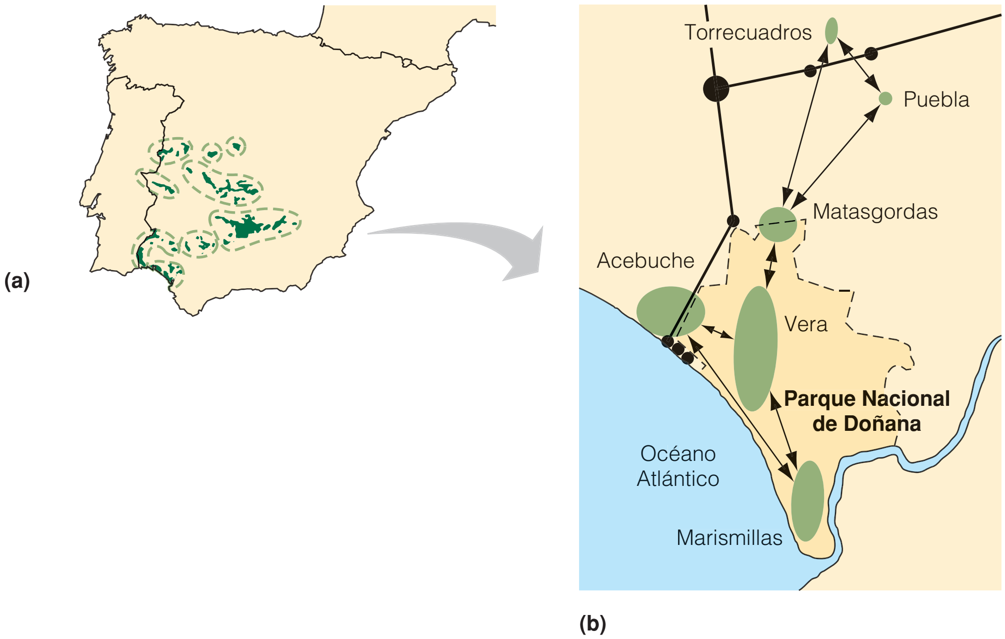


Figura 1 | Distribución actual del lince ibérico (*Lynx pardinus*). **(a)** La distribución en España consiste en nueve poblaciones regionales (indicadas con las líneas punteadas). **(b)** Cada una de estas poblaciones se compone de un grupo de poblaciones locales (áreas sombreadas) que forman la metapoblación de linces en la región del Parque Nacional de Doñana. Las flechas muestran la migración entre las poblaciones locales. Una línea punteada indica los límites del parque nacional. Los círculos sombreados de negro representan establecimientos humanos y las líneas gruesas indican carreteras de mucho tráfico. (Adaptado de Rodríguez 1992 y Gaona 1998.)

Kindvall exploró el papel de la heterogeneidad del hábitat como un posible mecanismo de reducción de las fluctuaciones en la densidad poblacional de las parcelas de hábitat. Se sabe que los requisitos de hábitat del grillo bicolor de matorral se modifican de acuerdo a las condiciones climáticas. Las condiciones húmedas reducen la tasa de supervivencia y la fecundidad, de modo que en los años extremadamente lluviosos resulta más conveniente para los grillos habitar en sitios con vegetación dispersa y suelos arenosos que se sequen con rapidez. En los períodos de sequía, sin embargo, la vegetación densa y alta de pradera resulta beneficiosa para la supervivencia de los jóvenes. Kindvall descubrió que la heterogeneidad del hábitat afecta de forma significativa la variabilidad temporal de las poblaciones locales (medida en términos de la variación en el tamaño poblacional durante el período de estudio; véase Cuantificando la ecología 2.1) (Figura 12.8). Las poblaciones que habitaban parcelas de hábitat que mantenían diversos tipos de cubierta vegetal (por ejemplo, pradera densa y baja, pradera alta, pradera dispersa en suelos arenosos) presentaban una menor fluctuación en la densidad poblacional y, por lo tanto, una menor probabilidad de extinción local que las poblaciones que habitaban parcelas más homogéneas.

El trabajo de Oskar Kindvall demuestra que la heterogeneidad del hábitat puede influir tanto en la variabilidad temporaria de las poblaciones locales como la probabilidad

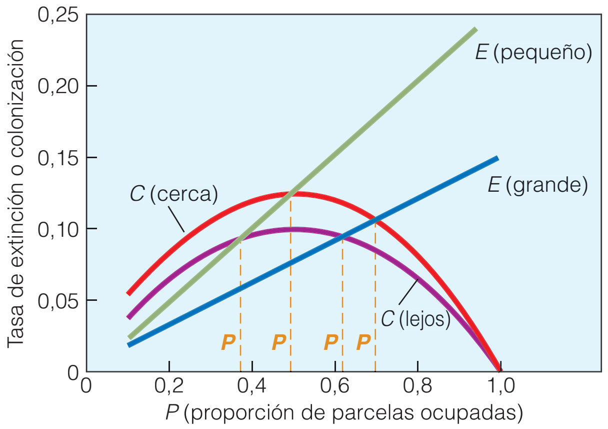


Figura 12.7 | Cambios en la proporción en equilibrio de parcelas de hábitat ocupadas (*P*) para fragmentos de hábitat de diferentes tamaños (pequeños y grandes) y grados de aislamiento (cerca y lejos). El aumento en el tamaño de parcela sirve para disminuir la tasa de extinción (*E* grande) y el incremento en la distancia de parcelas vecinas reduce la tasa de colonización (*C* lejos).

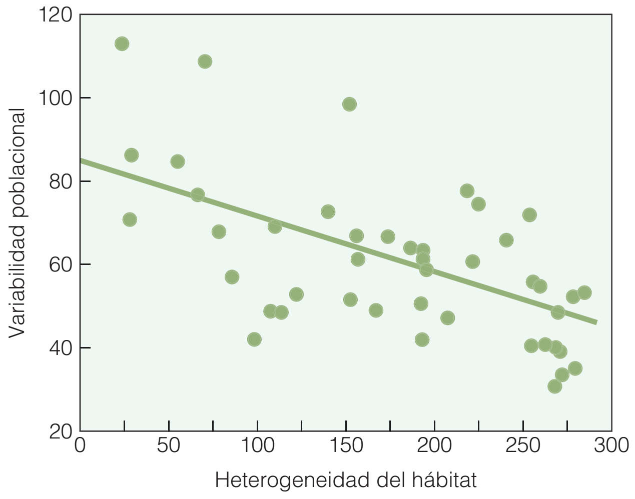


Figura 12.8 | La relación entre la variabilidad temporal del tamaño poblacional y la heterogeneidad del hábitat para las poblaciones locales de grillo bicolor de matorral (*Metrioptera bicolor*) en la metapoblación del lago Vombsjön (véase la Figura 12.4). La variabilidad poblacional se midió en términos del coeficiente de variación en el tamaño poblacional a lo largo del tiempo. La heterogeneidad del hábitat es un índice que mide la heterogeneidad espacial de tipos de cubierta vegetal (por ejemplo, pradera densa y baja, pradera alta, pradera dispersa en suelos arenosos). (Adaptado de Kindvall 1996.)

de extinción local. Para las especies vulnerables frente a las fluctuaciones climáticas, la heterogeneidad del hábitat se vuelve un factor importante que determina la fuerza relativa de estocasticidad ambiental que actúa sobre las diferentes poblaciones locales y, por ende, el riesgo de extinción (véase el Apartado 10.11).

12.5 | Algunas parcelas de hábitat constituyen la principal fuente de emigrantes

Los ecólogos James Brown y Astrid Kodric-Brown de la Universidad de Nuevo México introdujeron el concepto de **efecto salvamento** en las obras sobre metapoblaciones. Con este término se refirieron al aumento del tamaño poblacional y, por ende, la disminución en el riesgo de extinción (véase el Apartado 10.11) que se produce como resultado del aumento en la tasa de inmigración. El enfoque del estudio fue la colonización de islas por individuos de una población continental. Si bien la migración entre islas existe, la fuente más importante de inmigrantes para las poblaciones insulares es la emigración de poblaciones continentales. Al igual que el análisis de la colonización en el contexto de las metapoblaciones, la tasa de inmigración a una isla se ve afectada por el grado de aislamiento y disminuye con la distancia respecto del continente. Si suponemos que la población continental es extremadamente grande en relación con las poblaciones insulares, las especies no se extinguirán de la red de islas siempre y cuando exista cierto grado de dispersión (emigración) del continente.

Las **estructuras metapoblacionales continente-isla** son únicas en el sentido de que una sola parcela (el continente) constituye la fuente principal de individuos emigrantes a otras parcelas de hábitat en la red metapoblacional. Muchas poblaciones presentan una estructura continente-isla esencialmente similares, debido a la alta variación en el tamaño de las parcelas de hábitat o poblaciones. Para que un sistema cuente con una dinámica continente-isla, no es necesario que exista un único continente de enorme tamaño, dado que una importante variación en el tamaño de parcela o de población es capaz de producir el mismo efecto. Un ejemplo de ello es la población de la mariposa *Euphydryas editha bayensis* en Morgan Hill, en el centro de California, estudiada por Susan Harrison y sus colegas de la Universidad de Stanford (Figura 12.9). Una población «continental» de importante tamaño y aparentemente persistente domina esta metapoblación, alrededor de la cual existen poblaciones «insulares» pasajeras en pequeñas parcelas de hábitat. La extinción local tenderá a impactar en las poblaciones más pequeñas, que son las que afecta en menor grado en la persistencia global de la metapoblación. Vaya a GRAPHit! en **www.ecologyplace.com** para explorar la teoría de biogeografía insular.

Las diferencias en la calidad de hábitat entre parcelas, en lugar del tamaño de parcela o población, pueden producir un efecto salvamento similar. Ronald Pulliam de la Universidad de Georgia propuso la idea de que la dispersión de **poblaciones fuente** de los hábitats de alta calidad permite que las **poblaciones sumidero** existan en hábitat inferiores. Las poblaciones fuente se definen por la capacidad de mantener una tasa de crecimiento positiva ($r > 0$), mientras que

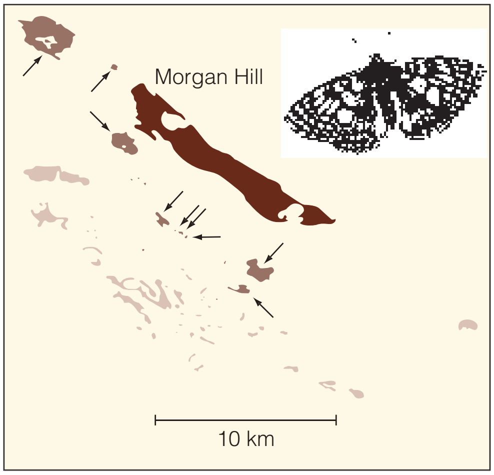


Figura 12.9 | El hábitat de la metapoblación de mariposas *Euphydryas editha bayensis* se presenta fragmentado debido a factores naturales y humanos. Las áreas sombreadas son parcelas de praderas de serpentina: el hábitat de la mariposa. La mayor población ocupa la región de Morgan Hill. Sólo las parcelas próximas a dicha región (marcadas con flechas) se encuentran ocupadas por lo general, lo que indicaría que la mariposa no es muy eficaz a la hora de dispersarse. Es habitual la extinción y recolonización de parcelas más pequeñas. (Adaptado de Harrison et al. 1988.)

las poblaciones sumidero no logran mantener dicha tasa de crecimiento positiva ($r < 0$) debido a la baja calidad.

Los ecólogos también hablan de **hábitat fuente y sumidero**. El escenario fuente-sumidero refuerza la cuestión de que la presencia y el tamaño de una población en una parcela de hábitat pueden dar una imagen totalmente errónea de las condiciones ambientales de la parcela. Es posible que poblaciones sumidero sean persistentes o incluso presenten un importante tamaño gracias a las elevadas tasas de inmigración de las poblaciones fuente, aun si no son capaces de mantener una tasa de crecimiento positiva a través de la reproducción.

Un ejemplo extremo de una metapoblación fuente-sumidero es la metapoblación de mariposas blancas de la col (*Pieris protodice*) del Valle Central de California, estudiada por Arthur Shapiro de la Universidad de California, Davis. La población fuente ocupa un hábitat de ribera único en el lado este del Valle de Sacramento (parcelas de vegetación que crecen en escorias de dragado formadas por la actividad minera del valle a comienzos de 1900), que es la única parte de la zona en la que las mariposas pasan el invierno con éxito. En la mayoría de los años, las colonias reproductoras pueden desarrollarse lejos de la población fuente, aunque las que persisten hasta el segundo año son escasas. El restablecimiento de colonias en la primavera siguiente depende de la emigración de la población fuente que habita las escorias de dragado.

12.6 | Ciertos factores sirven para sincronizar la dinámica de las poblaciones locales

La dinámica asíncrona de las poblaciones locales constituye un factor clave para la persistencia de una metapoblación (véase el Apartado 12.1). Cuando la probabilidad de extinción es totalmente independiente en cada una de las poblaciones locales, la probabilidad de extinción metapoblacional disminuye rápidamente ante el creciente número de poblaciones locales. Si las probabilidades de extinción se encuentran relacionadas, sin embargo, las metapoblaciones con poblaciones locales más numerosas serían vulnerables a la extinción.

Una serie de factores demográficos y ambientales sincronizan potencialmente la dinámica de las poblaciones locales. La estocasticidad ambiental con frecuencia opera en una escala regional (véase el Apartado 10.11). El clima, por ejemplo, hace que las poblaciones de insectos fluctúen de forma sincronizada por extensas áreas geográficas; es posible que se eliminen varias poblaciones locales a causa de una sequía o una helada. Paul Ehrlich y sus colegas de la Universidad de Stanford documentaron los efectos de una sequía regional en los años 1975-1977 sobre las poblaciones de mariposa del centro de California. Los investigadores observaron una extinción sincronizada de las poblaciones locales en respuesta a una dramática disminución en una especie específica de planta de floración anual que forma la principal fuente de alimento para las mariposas. Odette Sutcliffe y sus colegas de la Universidad de Leeds notaron una sincronización similar en una extinción de la población local de sortijitas (*Aphantopus hyperantus*) en el este de Inglaterra (Reserva Natural Nacional Monk Wood, Cambridgeshire) durante un período de grave sequía regional. Esta estocasticidad regional reduce la probabilidad de persistencia para las metapoblaciones. Además, aumenta la importancia potencial de otros mecanismos que permiten la persistencia, tales como hábitats de refugio (como es el caso de la heterogeneidad del hábitat y el grillo bicolor de matorral; véase el Apartado 12.4) o estadios de resistencia o letargo (véase el Apartado 7.12).

Durante períodos de tiempo más prolongados, las modificaciones en el paisaje y el hábitat que ocasionan extinciones determinísticas se han producido, con frecuencia, de forma relativamente sincronizada en áreas extensas. El trabajo de C. D. Thomas del Imperial College brinda un ejemplo de sincronización a escala regional de las poblaciones locales que se produjo como resultado de un cambio a gran escala en la disponibilidad de hábitats. A comienzos del siglo XX, la mariposa saltadora rayada común (*Hesperia comma*) habitaba en la mayoría de las praderas calizas del sur de Inglaterra (Figura 12.10). A pesar de que presentaba una distribución geográfica amplia, esta especie de mariposa necesita una serie de exigencias ecológicas específicas.

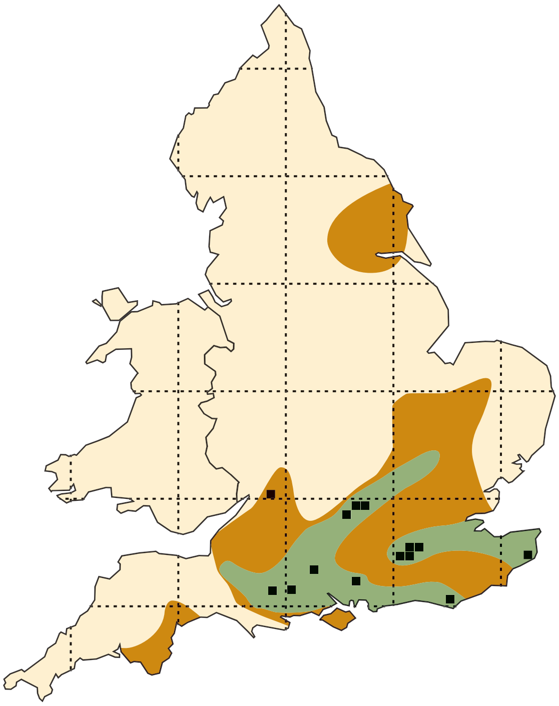


Figura 12.10 | Declive de la mariposa saltadora rayada común (*Hesperia comma*) en Inglaterra en el siglo XX. Las sombras pardas representan el rango anterior a 1920. Se registró la mariposa saltadora rayada común en todos los afloramientos calcáreos en este rango. Las sombras verdes indican el rango conocido entre 1920 y 1961. La distribución actual, marcada con cuadrados negros, consiste en un conjunto de refugios (según el censo de 1982). El declive en la distribución se debe a la conversión de praderas nativas a campos agrícolas y de pastoreo y la reducción del pastoreo en las praderas nativas restantes luego de la introducción del virus de la mixomatosis a mediados de la década de 1950 con el objeto de controlar las poblaciones de conejos. (Adaptado de Thomas 1993.)

Solamente se desarrolla en praderas calcáreas de intenso pastoreo en las que el césped es corto y disperso. La conversión de suelos a campos agrícolas y la reducción en la cantidad de campos con animales domésticos llevó a una gradual disminución de la mariposa saltadora rayada común en la primera mitad del siglo, con un retroceso de su distribución hacia el sur (Figura 12.10). No obstante, la actividad de pastoreo de conejos previamente introducidos aseguró que varias de las praderas restantes no crecieran en exceso, lo que permitió que la especie sobreviviera en la región sur de la distribución. Con la introducción del virus de la mixomatosis en Inglaterra en 1954 para controlar las poblaciones de conejos, las praderas calcáreas crecieron en exceso y los hábitat de hierbas cortas desaparecieron en toda Inglaterra. La mariposa saltadora rayada común sufrió un período de rápida disminución y hoy en día sólo se encuentra en las regiones (hábitat de refugio) en donde continúa el pastoreo doméstico (Figura 12.10).

Los cambios en los hábitos de uso de la tierra, como la conversión de ecosistemas naturales para la producción agrícola o forestal, en general se producen en áreas muy extensas en un período de tiempo relativamente breve, lo que ocasiona grandes alteraciones en el destino de las especies relacionadas (los Capítulos 19 y 28 analizan la fragmentación del hábitat y la extinción de especies en mayor detalle).

12.7 | Las especies difieren en la tasa potencial de colonización y de extinción

Hasta el momento se ha analizado la influencia del ambiente físico en las tasas potenciales de extinción y colonización de parcelas de hábitat en una metapoblación. Las especies, sin embargo, difieren ampliamente en la vulnerabilidad frente a la extinción local y la capacidad de colonizar hábitats disponibles. Un importante componente al determinar la capacidad de una especie de colonizar áreas nuevas es la tasa de dispersión, que varía enormemente de unas especies a otras y, sin lugar a dudas, es el resultado de la selección natural.

Las clasificaciones generales de ciclos vitales, tales como las especies *r* y *K* o la clasificación de tolerancia frente al estrés competitivo ruderal de plantas propuesta por Philip Grime (véase el Apartado 8.9), consideran que la capacidad de dispersión constituye una característica fundamental de las especies adaptadas a hábitats efímeros o propensas a sufrir alteraciones. La dispersión frecuente es habitual en los insectos que ocupan hábitats temporales o en los que la variación en la capacidad de carga local es importante. Por el contrario, se produce un menor grado de emigración en los hábitats estables o aislados. En un análisis de la evolución de la característica no voladora de insectos, Derek Roff de la Universidad de McGill de Montreal comprobó que dicha característica se vincula con una menor heterogeneidad ambiental y persistencia de hábitat.

Así mismo, también se ha relacionado la alta fecundidad con tasas de dispersión más elevadas. En un estudio de las características ecológicas de las angiospermas británicas, Helen Pear y Alastair Fitter de la Universidad de York (Inglaterra) descubrieron que las especies con semillas dispersadas por el viento producían una mayor cantidad de semillas que las que no contaban con mecanismos de dispersión especializados. La dispersión por viento resulta una adaptación que permite la dispersión a largas distancias, mientras que las distancias medias de dispersión tienden a ser cortas, por lo general medidas en centímetros, para las especies sin una dispersión especializada.

El modo de reproducción también afecta las tasas de dispersión y colonización. Las especies vegetales que se reproducen de forma asexual tienden a presentar tasas de crecimiento relativamente elevadas y, por ende, tasas más bajas de extinción local. Sin embargo, el modo de reproducción asexual mediante la producción de ramets (véase el Apartado 9.1, Figura 9.1) sirve para reducir la capacidad de dispersión, alterando así la capacidad de colonizar nuevos hábitat.

El vínculo entre el tamaño corporal y el tamaño del área de acción presentado en el Capítulo 11 (Apartado 11.9, Figura 11.10) ejerce una influencia directa sobre la densidad poblacional (individuos/unidad de área). Los organismos más pequeños tienen el potencial de mantener densidades poblacionales más elevadas por unidad de área que las de mayor tamaño corporal. Debido a que la causa más probable de una frecuente extinción local sea simplemente que muchas poblaciones locales son pequeñas y, por lo tanto, vulnerables a la extinción estocástica (véase el Apartado 10.10), un tamaño corporal pequeño puede reducir la probabilidad de extinción al permitir un mayor tamaño poblacional potencial para determinada región del hábitat (tamaño de parcela). Esta relación también influye de manera directa en el tamaño de parcela mínimo necesario para mantener una población local viable (ocupación de parcela). Las especies más grandes necesitan un mayor tamaño de parcela mínimo para mantener una población viable.

En otras circunstancias, el tamaño corporal puede incrementar la vulnerabilidad de una especie frente a la extinción. En las especies endotérmicas, la tasa metabólica específica de masa aumenta exponencialmente con la disminución de la masa corporal (tasa metabólica específica de masa más elevada en especies más pequeñas (véase el Apartado 7.10, Figura 7.15). La elevada tasa metabólica específica de masa conduce a un período de hambre más breve para las especies pequeñas en las épocas de escasez de recursos, lo que hace que éstas sean potencialmente más vulnerables a la estocasticidad ambiental. Anu Peltonen y Ilkka Hanski de la Universidad de Helsinki estudiaron la presencia de tres especies de pequeñas musarañas (*Sorex araneus, S. caecutiens* y *S. minutus*) en 108 islas de 3 lagos de Finlandia. Los resultados demostraron que en las islas cuyo tamaño era inferior a 8 ha. la probabilidad de extinción variaba de forma significativa entre las especies y se relacionaba de forma negativa con el tamaño corporal. La especie más pequeña, *S. minutus*, presentaba la tasa de extinción más elevada como resultado de una mayor sensibilidad frente a la estocasticidad ambiental y las variaciones en el suministro de alimento.

Asimismo, se han identificado relaciones entre el modo de regulación térmica y la vulnerabilidad frente a la extinción por estocasticidad ambiental. Por lo general, los animales ectotérmicos más pequeños como los insectos se ven más afectados por las anomalías ambientales (por ejemplo, sequías, incidentes térmicos extremos, tormentas de hielo, etc.) que los ectotérmicos de mayor tamaño, lo que da lugar a variaciones temporarias más notables en el tamaño poblacional. En una revisión de estudios que analizan la dinámica poblacional de 91 especies de vertebrados terrestres (mamíferos, aves y lagartos) y 99 especies de artrópodos terrestres (polillas, áfidos, sírfidos, saltamontes, etc.), Hanski descubrió que los vertebrados en general presentan poblaciones menos variables y un mayor grado de dependencia en la densidad que las poblaciones invertebradas estudiadas.

Por lo general, casi todos los aspectos del ciclo vital de una especie pueden afectar los procesos demográficos, directa o indirectamente, y así alterar la dinámica metapoblacional. Se retomará este tema en el Capítulo 19, en el que se analizarán los patrones de diversidad de especies en la escala del paisaje.

12.8 | La manera óptima de analizar el concepto de población es a través de un marco jerárquico

La definición clásica de una población como «un grupo de organismos de la misma especie que ocupa determinada zona en un período de tiempo en particular» (véase la introducción a la Cuarta parte) resulta tan amplia que podría describirlo todo, desde un grupo de individuos que ocupan una parcela de hábitat (población local) hasta la totalidad de miembros de la especie en el rango geográfico. El ecólogo Edward O. Garton propuso un marco más útil para el concepto de población, que se basa en una serie de unidades espaciales jerárquicas que contienen grupos de individuos importantes para la comprensión, el cálculo y la predicción de futuras condiciones poblacionales. Los cuatro niveles de conglomerados espaciales que se han estudiado hasta el momento permiten comprender el papel de la población en los procesos de demografía, movimiento, distribución geográfica y evolución.

El grupo más pequeño de individuos que se ha analizado es la población local, que constituye la unidad espacial para la cual resulta razonable calcular las tasas de natalidad, mortalidad, emigración e inmigración, es decir, el enfoque del Capítulo 10. Idealmente, los individuos de este grupo se distribuyen de forma continua en un único fragmento de hábitat contiguo.

La segunda unidad espacial es la metapoblación, el enfoque de este capítulo. Esta unidad espacial representa un conjunto de poblaciones locales suficientemente cercanas entre sí como para que los individuos que se dispersan colonicen con rapidez parcelas de hábitat desocupadas a causa de una extinción local. Las poblaciones locales de una metapoblación pueden estar relacionadas por medio de las tasas demográficas, aunque una baja tasa de dispersión es suficiente para mantener un flujo genético considerable entre las poblaciones y, por ende, la similitud genética.

La tercera unidad espacial es la subespecie, presentada en el Capítulo 2 (véase el Apartado 2.8). Esta unidad espacial representa un conjunto de metapoblaciones de determinada región geográfica, en donde las metapoblaciones y poblaciones locales ocupan parcelas de hábitat que pueden estar separadas por grandes distancas o por áreas de hábitat no adecuado, lo que conduce a una considerable independencia demográfica entre las metapoblaciones. El aislamiento físico de las metapoblaciones ocasiona una divergencia en la selección natural y el desarrollo de subespecies diferentes (un término taxonómico para las poblaciones de una especie que pueden distinguirse mediante una o más características). La dispersión poco frecuente, no obstante, mantiene cierto grado de flujo y similitud genética entre estas poblaciones que en potencia pueden cruzarse entre sí. La salamandra *Plethodon jordani* de los Apalaches es un ejemplo de una unidad poblacional en esta escala espacial (véase la Figura 2.15). Esta especie se divide en una serie de subespecies que forman poblaciones semi aisladas en el paisaje de terreno escarpado.

La cuarta unidad espacial es la especie: el conjunto de subespecies que abarca la distribución global y la zona de la especie (véase el Apartado 9.2).

La diferenciación entre estas diferentes escalas espaciales resulta esencial para la comprensión de los procesos que impusan la dinámica poblacional, tanto demográfica como genéticamente.

Resumen

Condiciones para una metapoblación (12.1)

Cuando la población de una especie consiste en subpoblaciones espacialmente divididas, al conjunto de subpoblaciones se le denomina *metapoblación*. Son necesarias cuatro condiciones para que el término *metapoblación* pueda aplicarse en un sistema de poblaciones locales: (1) parcelas de hábitat separadas, (2) considerable riesgo de extinción, (3) migración y recolonización luego de una extinción local y (4) dinámica asincrónica. Bajo estas condiciones, los procesos que operan en dos escalas espaciales diferentes regulan la dinámica de la metapoblación. En la escala metapoblacional o regional que abarca el conjunto de poblaciones locales (parcelas) que componen la metapoblación, la dinámica poblacional se regula mediante la interacción entre las poblaciones locales, es decir, el proceso de migración y colonización.

Extinción y colonización (12.2)

La persistencia metapoblacional es un equilibrio dinámico entre la extinción y recolonización de parcelas de hábitat desocupadas. Con el fin de que se produzca la extinción local, las poblaciones de parcelas separadas deben estar razonablemente aisladas entre sí, en las que el mayor reclutamiento proviene desde el interior de la parcela (natalidad) en lugar de la inmigración. El proceso de colonización implica el movimiento de individuos de parcelas ocupadas a fragmentos desocupados para formar nuevas poblaciones locales. La persistencia de la metapoblación, por lo tanto, depende del equilibrio entre las tasas de extinción local y la (re)colonización de parcelas desocupadas. Si la tasa de inmigración es elevada en comparación con las tasas locales de extinción, las poblaciones locales funcionarán como una única población continua. Por el contrario, si la tasa de colonización no alcanza para compensar la tasa de extinción local, la metapoblación no persistirá.

Tamaño de parcela y aislamiento (12.3)

La capacidad de los individuos de dispersarse entre parcelas de hábitat se vincula directamente con su organización espacial en el paisaje, es decir, el grado de aislamiento. La tasa de colonización disminuye con el aumento en el grado de aislamiento (distancia a parcelas vecinas). El riesgo de extinción local se incrementa con la disminución del tamaño de parcela. Una de las principales causas de la relación inversa entre el tamaño de parcela y la probabilidad de extinción local es que las parcelas pequeñas mantienen poblaciones más reducidas, y el tamaño poblacional más pequeño aumenta la probabilidad de extinción debido a la estocasticidad demográfica y genética.

La superficie de parcela y el aislamiento presentan efectos compensatorios sobre la probabilidad de ocupación de parcela (tamaño metapoblacional). El menor aislamiento compensa el tamaño de parcela a través de mayores tasas de recolonización. En cambio, un mayor tamaño de parcela y la disminución asociada en la probabilidad de extinción sirven para compensar el aislamiento de parcela (menor probabilidad de colonización).

Heterogeneidad del hábitat (12.4)

Un mayor tamaño de parcela puede también afectar la persistencia de poblaciones locales al incrementar el potencial para una heterogeneidad ambiental. Una importante consecuencia de dicha heterogeneidad es que, cuando las condiciones ambientales se alteran, los recursos esenciales para una especie en particular pueden desaparecer por completo de las parcelas pequeñas, mientras que en áreas más grandes es probable que se mantengan las condiciones favorables en alguna parte de la parcela.

Efecto salvamento (12.5)

El rol de la inmigración para mantener la persistencia de poblaciones locales que de otro modo se extinguirían se ha denominado el *efecto salvamento*, observado con mayor frecuencia en poblaciones insulares. Si se supone que la población continental es extremadamente numerosa en comparación a las poblaciones insulares, las especies no se extinguirán de la red de islas siempre y cuando exista cierta migración del continente. Muchas poblaciones presentan una estructura continente-isla esencialmente similar debido a la elevada variación en el tamaño de la parcela de hábitat o las poblaciones.

Las diferencias en la calidad de hábitat entre parcelas, en lugar del tamaño de parcela o población, producen un efecto salvamento similar, lo que da origen a las poblaciones (o parcelas de hábitat) fuente y sumidero. Las poblaciones fuente se definen según la capacidad de mantener una tasa de crecimiento positiva ($r > 0$), mientras que las poblaciones sumidero no logran mantener una tasa de crecimiento positiva ($r < 0$) debido a la baja calidad.

Dinámica sincronizada (12.6)

La dinámica asincrónica de las poblaciones locales constituye un factor clave para la persistencia de una metapoblación. Cuando la probabilidad de extinción es totalmente independiente en cada una de las poblaciones locales, la probabilidad de extinción metapoblacional disminuye con rapidez frente al creciente número de poblaciones locales. Si las probabilidades de extinción se encuentran vinculadas, sin embargo, las metapoblaciones con grandes cantidades de poblaciones locales pueden ser también susceptibles de extinción. Una serie de factores demográficos y ambientales cuentan con el potencial de sincronizar la dinámica de las poblaciones locales, incluyendo el clima y cambios en los patrones de uso de la tierra.

Características de especie (12.7)

Las especies difieren ampliamente en la vulnerabilidad frente a la extinción local y la capacidad de colonizar hábitats disponibles. Las características del ciclo vital de las especies, tales como el modo de reproducción, la tasa de fecundidad, el mecanismo de dispersión y la longevidad, influyen en las tasas de dispersión y colonización. De igual modo, características como el tamaño corporal y el modo de regulación térmica se han relacionado con la probabilidad de extinción local, en particular bajo condiciones de estocasticidad ambiental.

Concepto jerárquico de población (12.8)

Cuatro niveles de conglomerados espaciales permiten la comprensión del rol de la población en los procesos de demografía, movimiento, distribución geográfica y evolución: (1) población local (demografía), (2) metapoblación (movimiento), (3) subespecie (evolución) y (4) la distribución geográfica de la especie (geografía).

Preguntas de estudio

1. Defina *metapoblación*. ¿De qué manera se vincula este concepto con la distribución espacial (dispersión) de la población en una región geográfica?
2. ¿Qué cuatro condiciones son necesarias para que se aplique el término *metapoblación* en un sistema de poblaciones locales?
3. Analice el papel de la extinción y colonización local en la dinámica metapoblacional. ¿Cómo influye la tasa de inmigración en el grado en que la dinámica de las poblaciones locales se sincroniza? ¿Qué efecto presenta la sincronización de la dinámica local sobre la persistencia metapoblacional?
4. ¿De qué manera influye el tamaño y la organización espacial de las parcelas de hábitat (poblaciones locales) en la dinámica metapoblacional? Responda en términos de probabilidad de extinción y colonización.
5. ¿Cómo influye la heterogeneidad del hábitat en la dinámica de las poblaciones locales? ¿Cómo influye en la importancia de la heterogeneidad del hábitat en las parcelas de hábitat?
6. ¿Qué es el efecto salvamento? ¿Bajo qué condiciones resulta importante este efecto?
7. Contraste los términos *población fuente* y *población sumidero*. ¿Qué características de una población la definen como una fuente o sumidero potencial?
8. ¿Cómo se vincula el concepto de poblaciones fuente y sumidero con la calidad del hábitat?
9. ¿Qué factores ambientales pueden servir para sincronizar la dinámica de las poblaciones locales de una región?

Bibliografía adicional

Den Boer, P. 1981. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia* 50:39-53.

Uno de los primeros y más importante estudios que analiza la importancia del concepto de metapoblación en la comprensión de la persistencia poblacional en ambientes variables.

Hanski, I. y M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:3-16.

Este informe proporciona una excelente introducción sobre los campos de investigación relacionados con el estudio de metapoblaciones.

Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology.* Nueva York: Oxford Univ. Press.

El libro de referencia definitivo escrito por uno de los científicos líderes en el estudio de metapoblaciones. Brinda numerosos ejemplos ilustrados sobre los temas tratados en este capítulo.

Holyoak, M. y C. Ray. 1999. A roadmap for metapopulation research. *Ecology Letters* 2:273-5.

Un excelente debate sobre el rol de la investigación metapoblacional en la ecología de conservación.

Pulliam, R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *The American Naturalist* 132:652-61.

La obra inicial que desarrolló la idea de poblaciones (y hábitats) fuente y sumidero.

Quinta parte | Interacciones entre especies

Capítulo 13 Competencia interespecífica P. 272
Capítulo 14 Depredación P. 299
Capítulo 15 Parasitismo y mutualismo P. 327

El tucunaré (*Cichla ocellatus*), originario de las cuencas del Amazonas y del Orinoco en Sudamérica, es uno de los peces de agua dulce más buscados en la pesca deportiva. De color amarillo brillante con líneas verticales negras, el nombre común de este pez deriva de la forma de su ocelo (mancha en forma de ojo), negro rodeado por un anillo dorado, localizado en la base de la aleta caudal. Su reputación entre los pescadores deportistas ha provocado que esta especie fuera introducida en lagos y ríos de agua dulce de Sudamérica y Centroamérica hasta el Sur de Florida, en Estados Unidos. En 1967, esta especie fue introducida en el Lago Gatun (42.315 hectáreas), en Panamá, y desde su introducción se ha transformado en un pez popular en la pesca deportiva y ha atraído a pescadores de todo el mundo. Además de ser una fuente de ingresos por el turismo, es la única especie de pez de agua dulce que se vende para el consumo humano en esta región.

Aunque en un principio la introducción del tucunaré en el lago Gatun pueda parecer un éxito absoluto, esta historia tiene su lado oscuro. Debido a que la especie se diseminó por todo el lago, sus hábitos depredadores voraces tuvieron un efecto devastador sobre las poblaciones de peces nativas. En el lago, el tucunaré se alimenta especialmente de peces adultos del género *Melaniris*, disminuyendo de este modo sus poblaciones. Otras especies depredadoras que se alimentan del *Melaniris* como sábalos, fumareles comunes y garzas han disminuido de manera alarmante simplificando mucho la estructura de la comunidad (Apartado 28, Figura 28.7). Seis de las ocho especies de peces comunes dentro de la comunidad han sido eliminadas o seriamente reducidas, todos por la introducción de una sola especie de pez en el ecosistema lagunar.

El impacto del tucunaré sobre el ecosistema del lago Gatun es solamente una de las numerosas historias en las cuales han surgido consecuencias imprevistas a partir de la introducción de una especie no autóctona en una comunidad natural existente. Estos problemas surgen por una falta de comprensión de los procesos que influyen en la dinámica poblacional y, que en última instancia estructuran las comunidades ecológicas y las interacciones entre especies.

Hasta ahora en el texto solamente hemos examinado interacciones entre organismos que pertenecen a individuos de una misma población o especie (interacciones intraespecíficas). En el Capítulo 8, examinamos las interacciones entre individuos dentro de la población que se relaciona con la reproducción (selección de pareja y cuidado y defensa de la cría) y en el Capítulo 11 examinamos cómo puede funcionar la competencia por los recursos limitantes del crecimiento de la población. Pero las especies no pueden considerarse de forma aislada. Las especies que ocupan la misma área física, ya sea un lago, un arroyo, un bosque o el campo, interactúan en una amplia variedad de formas, y en el centro de estas interacciones está la necesidad de adquirir los recursos básicos necesarios para el crecimiento y la reproducción. Aunque diferentes especies de plantas que conviven dentro de un hábitat pueden diferir en sus necesidades específicas por ciertos nutrientes esenciales o en su capacidad para continuar el proceso de asimilación mientras los recursos se vuelven limitados (véase el Capítulo 6). Todas ellas necesitan los mismos recursos de agua, luz, dióxido de carbono y otros nutrientes esenciales (véase la Tabla 6.1). Como resultado, la competencia por estos recursos dentro de un hábitat puede ser intensa y su utilización por una especie reduce su disponibilidad para los individuos de otras especies.

Entre los organismos heterótrofos, el rango de interacciones potenciales se extiende. Debido a que estos organismos obtienen su energía y nutrientes del consumo de plantas y tejidos animales, el mismo acto de alimentarse implica la interacción entre especies: la interacción entre el depredador (el consumidor) y la presa (el consumido). También se puede dar la competencia cuando diferentes especies de depredadores se alimentan de las mismas especies presa.

Para algunas especies, otros organismos proporcionan el hábitat y también la nutrición. Muchos microorganismos, como bacterias y hongos, habitan dentro o sobre otros organismos, obteniendo sus necesidades energéticas y nutritivas del hospedador, normalmente, sin llegar a matar la fuente de recursos de la cual dependen. Ésta es la interacción entre parásito y hospedador.

No todas las interacciones entres especies son negativas (es decir, involucran a ganadores y perdedores). Las interacciones que son beneficiosas para ambas partes involucradas son ubicuas y se relacionan con la nutrición, el refugio, la defensa y la reproducción.

Debido a su influencia sobre los procesos demográficos de nacimiento y muerte, las interacciones interespecíficas tienen una función central en la dinámica poblacional. Mediante una influencia diferencial sobre la supervivencia y reproducción de individuos dentro de la población, estas mismas interacciones pueden funcionar como agentes de selección natural. Ciertos fenotipos dentro de la población pueden ser superiores a otros o competir o evitar la competencia, con individuos de otras especies, dando como resultado un aumento de su condición física relativa. Algunos fenotipos dentro de la población pueden ser superiores a otros para la captura de una presa o para evitar ser capturados por depredadores. En otras circunstancias, una característica específica puede cambiar la naturaleza de una interacción, de negativa o neutra a positiva. En el funcionamiento como agentes de selección natural, las interacciones de las especies tienen un rol central en el proceso de evolución.

En la Quinta parte, examinaremos la diversidad de las interacciones entre especies, su influencia en los procesos demográficos y su rol como agentes de selección natural. En el Capítulo 13, exploraremos el proceso de la competencia interespecífica, construyendo los modelos conceptual y matemático de la competencia dentro de las poblaciones que hemos desarrollado en el Capítulo 11. En el Capítulo 14, examinaremos el proceso de depredación, incluyendo a carnívoros (animales que comen animales) y herbívoros (animales que comen vegetales). Desarrollaremos un modelo de la interacción entre depredador y presa que sugiere una regulación mutua de las poblaciones, produciendo un patrón de ciclos de población predecibles en el tiempo. Finalmente, en el Capítulo 15 exploraremos la relación entre parásitos y sus hospedadores y la forma en la cual, mediante el proceso de selección natural, las relaciones antagonistas a veces evolucionan a interacciones que son mutuamente beneficiosas para ambas especies involucradas. La discusión de las interacciones entre especies en estos capítulos constituirá los fundamentos de nuestro examen de las comunidades ecológicas de la Sexta parte.

Capítulo 13 | Competencia interespecífica

13.1 La competencia interespecífica involucra a dos o más especies
13.2 La competencia interespecífica puede desembocar en cuatro posibles resultados
13.3 Los experimentos de laboratorio apoyan las ecuaciones de Lotka-Volterra
13.4 Los estudios apoyan el principio de exclusión competitiva
13.5 Los factores independientes de los recursos influyen sobre la competencia
13.6 La variación temporal del ambiente influye sobre las interacciones competitivas
13.7 La competencia se da por múltiples recursos
13.8 Las aptitudes competitivas relativas cambian junto con los gradientes ambientales
13.9 La competencia interespecífica influye en el nicho de una especie
13.10 La coexistencia de especies a menudo afecta al reparto de los recursos disponibles
13.11 La competencia puede influir sobre la selección natural
13.12 La competencia es una interacción compleja que comprende factores bióticos y abióticos

En el Capítulo 3 de «*El origen de las especies*», Charles Darwin escribió: «dado que se producen más individuos de los que puedan probablemente sobrevivir, debe haber en cada caso una lucha por la existencia, ya sea individual con otro de la misma especie, con individuos de diferentes especies o con las condiciones físicas de la vida». El concepto de competencia interespecífica es uno de los fundamentos de la ecología evolutiva. Darwin basó su idea de la selección natural en la competencia, la «lucha por la existencia». Debido a que es ventajoso para los individuos evitar esta lucha, la competencia ha sido considerada como la mayor fuerza después de la divergencia y la especialización de las especies.

13.1 | La competencia interespecífica involucra a dos o más especies

La relación en la cual las poblaciones de dos o más especies se ven afectadas de forma negativa (– –) es la competencia interespecífica. En la competencia interespecífica, como en la intraespecífica (véase el Capitulo 11), los individuos buscan un recurso común y escaso, pero en la competencia interespecífica los individuos son de dos o más especies. Ambos tipos de competencia pueden ocurrir de forma simultánea. Las ardillas grises, por ejemplo, compiten entre sí por las bellotas durante un año en que la producción de bellotas por parte de los robles es escasa. Al mismo tiempo, los ratones pies blancos, los ciervos cola blanca, los pavos salvajes y los jays azules compiten por los mismos recursos. Debido a la competencia, los individuos dentro de una especie, o de varias, pueden verse obligados a aumentar los esfuerzos dedicados a la búsqueda de alimento. Las poblaciones de estas especies pueden verse obligadas a desviar su interés por las bellotas hacia otros alimentos con menor demanda.

Como la competencia intraespecífica, la competencia interespecífica toma dos formas: explotación e interferencia (véase el Apartado 11.2). Como alternativa a esta clasificación dicotómica simple de interacciones competitivas, Thomas Schoener de la Universidad de California en Davis propuso que seis tipos diferentes de interacciones son suficientes para responder a la mayoría de los casos de competencia interespecífica: (1) consumo, (2) prevención, (3) superposición, (4) interacción química, (5) territorial y (6) encuentro.

La competencia por el consumo ocurre cuando los individuos de una especie inhiben a los individuos de otra mediante el consumo de un recurso compartido, como la competencia entre varias especies animales por las bellotas descrita más arriba. La competencia preventiva ocurre principalmente entre organismos sésiles, como los percebes, donde la ocupación por parte de un individuo excluye el establecimiento (ocupación) por parte de otros. La competencia por superposición ocurre cuando un organismo literalmente crece sobre otro (con o sin contacto físico), inhibiendo el acceso a algún recurso esencial. Un ejemplo de esta interacción es cuando una planta más alta le hace sombra a los individuos que están debajo, reduciendo la luz disponible, como se trató en el Capitulo 5 (véase el Apartado 5.2). En las interacciones químicas, los inhibidores de crecimiento químico o toxinas liberados por un individuo inhiben o matan a otras especies. La alelopatía en las plantas, por la cual los químicos producidos por algunas plantas inhiben la germinación y el establecimiento de otras especies, es un ejemplo de este tipo de interacción entre especies. La competencia territorial resulta de la exclusión conductual de otras especies de un espacio concreto que se defiende como un territorio (véase el Apartado 11.10), y la competencia de encuentro se produce cuando las agrupaciones no territoriales entre individuos provocan un efecto negativo en una de las especies participantes o en ambas. Varias especies de carroñeros que pelean sobre el caparazón de un animal muerto son un ejemplo del último tipo de interacción.

13.2 | La competencia interespecífica puede desembocar en cuatro posibles resultados

A comienzos del siglo XX, dos matemáticos, el americano Alfred Lotka y el italiano Vittora Volterra, llegaron por separado a unas expresiones matemáticas que describían la relación entre dos especies que comparten un mismo recurso. Ambos partieron de la ecuación logística, que describe el crecimiento poblacional, que desarrollamos en el Capítulo 10:

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right)$$

Más tarde, cada uno modificó la ecuación para especies en competición interespecífica añadiéndole un término que explicase el efecto competitivo de una especie sobre el crecimiento poblacional de la otra. Para la especie 1, ese término es αN_2, donde N_2 es el tamaño de la población de la especie 2, y α es el coeficiente de competencia por individuo que cuantifica el efecto de la especie 2 sobre la especie 1. De forma similar, para la especie 2, el término es βN_1, donde β es el coeficiente de competencia per capita que cuantifica el efecto de la especie 1 sobre la especie 2. Los coeficientes de competencia actúan convirtiendo el número de individuos de la población de una de las especies en un número equivalente de individuos de la otra en función de los recursos que conparten y que definen sus capacidades de carga. En términos de uso de los recursos, un individuo de la especie 1 es igual a los individuos β de la especie 2. De forma similar, un individuo de la especie 2 es equivalente a α individuos de la especie 1. Estos términos, en efecto, convierten la densidad de población de una especie en la densidad equivalente de la otra. Ahora tenemos un par de ecuaciones que consideran tanto la competencia intraespecífica como la interespecífica.

$$\text{Especie 1: } \frac{\mathrm{d}N_1}{\mathrm{d}t} = r_1 N_1\left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1}\right) \qquad (1)$$

$$\text{Especie 2: } \frac{\mathrm{d}N_2}{\mathrm{d}t} = r_2 N_2\left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2}\right) \qquad (2)$$

Como podemos ver, en ausencia de competencia interespecífica, ya sea α o $N_2 = 0$ en la ecuación (1) y β de N_1 en la ecuación (2), la población de cada especie crece logísticamente hasta llegar a un punto de equilibrio en K, la capacidad de carga. En presencia de competencia, el cuadro cambia. Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para trabajar con ecuaciones diferenciales.

Por ejemplo, la capacidad de carga para la especie 1 es K_1, y según N_1 se aproxima a K_1, el crecimiento poblacional $\mathrm{d}N_1/\mathrm{dt}$ se acerca a cero. Sin embargo, la especie 2 también esta compitiendo por el recurso limitante que determina el valor de K_1, por tanto se debe considerar el impacto de la especie 2. Dado que α es el efecto per capita de la especie 2 sobre la especie 1, el efecto total de la especie 2 sobre la especie 1 es αN_2. Debemos considerar los efectos de ambas especies en el cálculo del crecimiento poblacional. Cuando el efecto de población combinado $(N_1 + \alpha N_2)$ se aproxima a K_1, la tasa de crecimiento de la especie 1 se aproximara a cero. Cuanto mayor sea la densidad de la especie competidora (N_2) mayor será la reducción de la tasa de crecimiento de la especie $(\mathrm{d}N_1/\mathrm{dt})$.

Dependiendo de la combinación de valores para el Ks y para α y β, las ecuaciones de Lotka-Volterra predicen cuatro resultados diferentes. La Figura 13.1 expone gráficamente todos los resultados posibles. En dos situaciones, una especie es el competidor más fuerte y gana sobre el otro. En un caso la especie 1 inhibe el crecimiento poblacional de la especie 2 mientras la primera continua aumentando. En este caso, la especie 2 es empujada a la extinción. En el otro caso, la especie 2 inhibe más el aumento de la especie 1 mientras aquella continúa aumentando y la especie 1 es llevada a la extinción. En la tercera situación, cada especie, cuando es abundante, inhibe el crecimiento de la otra especie más de lo que inhibe su propio crecimiento. Al final, una de las dos especies gana, conduciendo a la otra a la extinción. El resultado depende de las densidades iniciales de las dos especies siendo la más abundante al inicio la que pre-

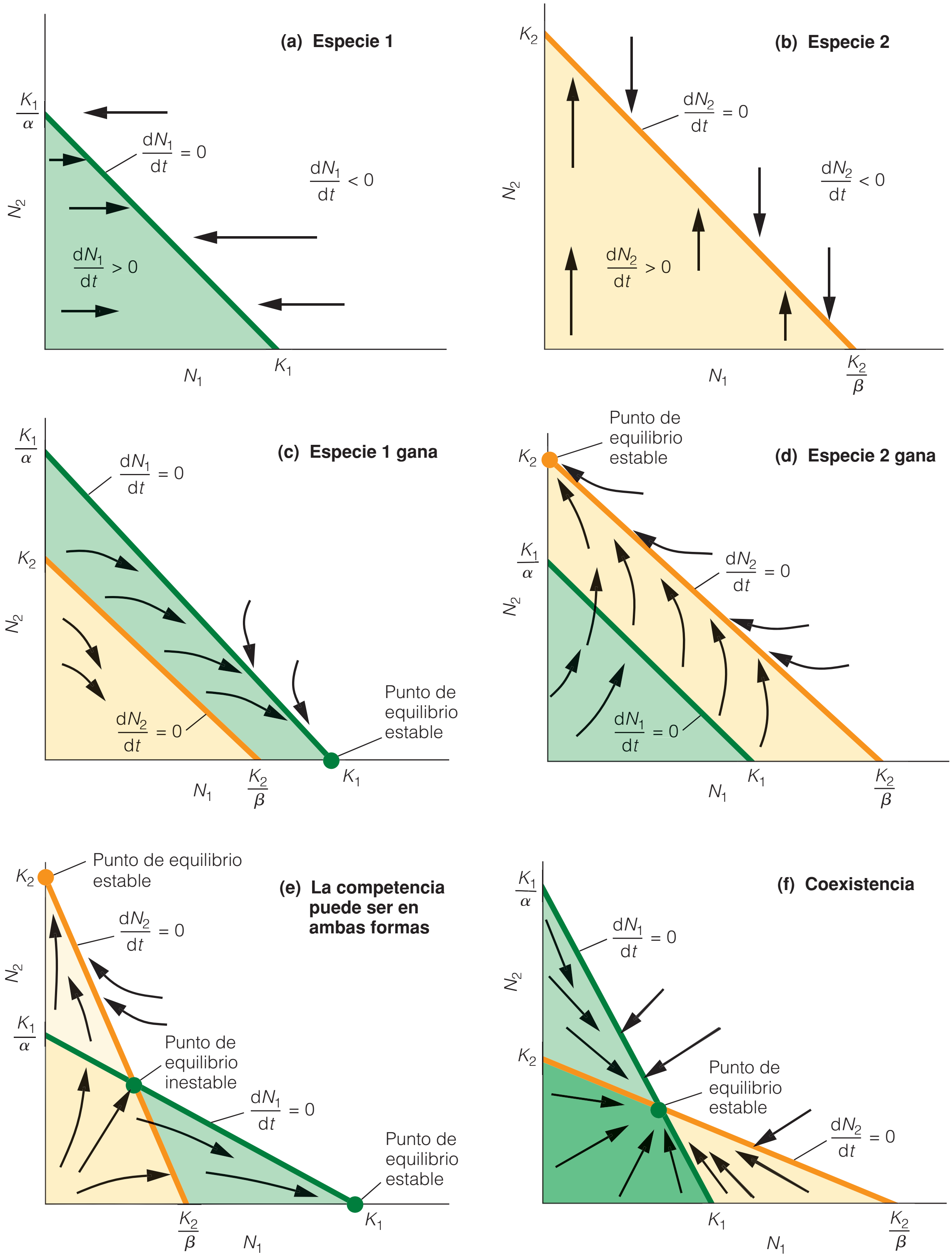


Figura 13.1 | Modelo de Lotka-Volterra de competencia entre dos especies. **(a, b)** La isoclina de crecimiento cero para cada especie se define como las combinaciones de (N_1, N_2) para las cuales $dN/dt = 0$ (crecimiento cero de la población). En el área sombreada (valores combinados N_1, N_2) debajo de la línea, el crecimiento de la población es positivo y la población aumenta (como lo indican las flechas), mientras que para los valores combinados de (N_1, N_2) sobre la línea la población disminuyen. **(c)** La isoclina de la especie 1 queda por encima de la isoclina de la especie 2. La especie 1 siempre gana, conduciendo a la extinción de la especie 2. **(d)** La situación inversa a (c). **(e)** Las isoclinas se cruzan. Cada especie inhibe el crecimiento de la otra más que su propio crecimiento. Las especies más abundantes a menudo ganan. **(f)** Cada especie inhibe el crecimiento de su propia población más que el de la otra por competencia intraespecífica. Las especies coexisten.

visiblemente quedará. En la cuarta situación, ninguna población puede alcanzar una densidad capaz de eliminar a la otra. Cada especie inhibe más su propio crecimiento poblacional que el de la otra especie.

En cada grafico de la Figura 13.1, el eje x representa el tamaño de la población de la especie 1 (N_1) y el eje y representa el tamaño de la población de la especie 2 (N_2). Se trazan dos líneas en cada gráfico: uno representa a cada una de las dos especies. La línea diagonal para la especie 1 representa las densidades de la población combinada de la especie 1 y 2 que igualan al valor de K_1 y por tanto $dN/dt = 0$. La línea para la especie 2 representa las densidades de la población combinada de la especie 1 y 2 que es igual a K_2. Para todo punto de la línea de la especie 1, $N_1 + \alpha N_2 = K_1$. Cuando $N_1 = K_1$ entonces N_2 debe ser cero. Dado que α es el efecto per capita de la especie 2 sobre la especie 1, la densidad poblacional de la especie 2 que es exactamente igual a la capacidad de carga de la especie 1 ($\alpha N_2 = K_1$), por lo que $N_2 = K_1/\alpha$. Por lo tanto, cuando $N_2 = K_1/\alpha$, entonces N_1 debe ser igual a cero. Para la línea que describe el crecimiento de la especie 2, los valores para los puntos donde la línea cruza los ejes serán K_2 y $N_1 = K_2\beta$, la densidad poblacional de la especie 1 que es igual a la capacidad de carga de la especie 2.

Las líneas diagonales se llaman **isoclinas de crecimiento cero**. Las isoclinas de crecimiento cero para las especies 1 y 2 se muestran en las Figuras 13.1a y 13.1b, respectivamente. En el espacio por debajo de la línea o isoclina, para la especie 1 (Figura 13.1a), las combinaciones de N_1 y N_2 están por debajo de la capacidad de carga ($N_1 + \alpha N_2 < K_1$) por tanto, la población está creciendo (dN_1/dt mayor que cero). Este aumento está representado por las flechas paralelas al eje x que apuntan en la dirección de los valores mayores de N_1. En el espacio sobre la isoclina, las combinaciones de N_1 y N_2 son mayores que la capacidad de carga, por lo tanto, la población está disminuyendo (dN_1/dt es negativo). En esta región, las flechas apuntan en dirección de la disminución del tamaño de la población. La Figura 13.1b muestra la situación análoga para la especie 2. La dinámica combinada de las dos especies puede interpretarse utilizando las isoclinas de las dos especies (véase Cuantificando la ecología 13.1: Interpretación de isoclinas poblacionales).

Las Figuras 13.1c-13.1f muestran los posibles resultados cuando se combinan las dos isoclinas. En la Figura 13.1c, la isoclina de la especie 1 es paralela a la de la especie 2, está por fuera de ella. En este caso, aún cuando la población de la especie 2 está en su capacidad de carga (K_2), su densidad no puede frenar el cremiento poblacional de la especie 1 ($K_2 < K_1/\alpha$). Mientras la especie 1 continúa creciendo, la especie 2 acabará extinguiéndose. En la Figura 13.1d, la situación es la inversa. La especie 2 gana, produciéndose la exclusión de la especie 1.

En las figuras 13.1e y 13.1f, las isoclinas se cruzan, pero los resultados de la competencia son bastante diferentes. En la Figura 13.1e, obsérvese que a lo largo del eje x, el valor de K_2/β es menor que el valor de K_1. Recuérdese que el valor $N_1 = K_2/\beta$, que es la densidad de la especie 1, y es exactamente igual a la capacidad de carga de la especie 2 (K_2). Debido a que K_2/β es menor que K_1 la especie 1, puede lograr densidades poblacionales mayores que la necesaria para llevar a la población de la especie 2 a la extinción. De forma similar, ya que K_1/α es menos que K_2 a lo largo del eje x, la especie 2 puede lograr densidades de población suficientemente altas para llevar a la especie 1 a la extinción. La especie que gane la competición dependerá de las poblaciones iniciales de ambas especies.

En la Figura 13.1f, el resultado de la competencia difiere en que ninguna de las especies puede excluir a la otra. El resultado es la coexistencia. Obsérvese que en este caso, K_1 es menor que K_2/β. La población de la especie 1 nunca puede alcanzar una densidad suficiente para eliminar a la especie 2. Para que esto ocurra, la población de la especie 1 tendría que alcanzar $N_1 = K_2/\beta$. De forma similar, K_2 es menor que K_1/α, de manera que la especie 2 nunca puede lograr una densidad de población suficientemente alta como para eliminar a la especie 1. La competencia intraespecífica (K) inhibe el crecimiento de cada población más de lo que la competencia interespecífica inhibe el crecimiento de la otra especie.

13.3 | Los experimentos de laboratorio apoyan las ecuaciones de Lotka-Volterra

Las ecuaciones teóricas de Lotka-Volterra impulsaron estudios de competencia en laboratorio, donde bajo condiciones controladas, se obtuvieron los resultados de forma más sencilla que en el campo. Uno de los primeros que estudió experimentalmente el modelo de competencia de Lotka-Volterra fue el biólogo ruso C.F. Gause. En una serie de experimentos publicados a mediados de los años 30, examinó la competencia entre dos especies de *Paramecium*: *P. aurelia* y *P. caudatum*. *P. aurelia* tiene una tasa de crecimiento de la población más alta que *P. caudatum* y puede tolerar una mayor densidad de población. Cuando Gause introdujo a ambas especies en un tubo que contenía una cantidad fija de alimento bacteriano, *P. caudatum* se extinguió (Figura 13.2). En otro experimento, Gause cultivó a la especie que perdió, *P. caudatum,* con otra especie, *P. bursaria*. Estas dos especies coexistieron porque *P. caudatum* se alimentó de las bacterias en suspensión de la solución, mientras que *P. bursaria* restringió su alimentación a las bacterias del fondo de los tubos. Cada uno utilizó el alimento que no estaba disponible para el otro.

En los años 40 y 50, Thomas Park de la Universidad de Chicago dirigió una serie de experimentos de competencia clásica con poblaciones de laboratorio de escarabajos de la harina. Encontró que el resultado de la competencia entre *Tribolium castaneum* y *T. confusum* dependía de la

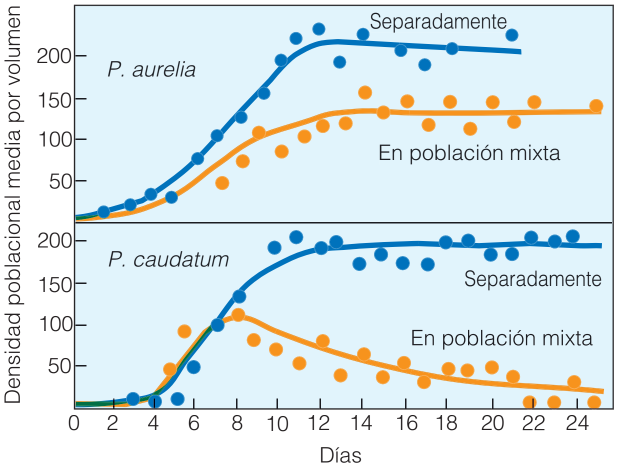


Figura 13.2 | Los experimentos de competencia con dos protozoos ciliados, *Paramecium aurelia* y *P. caudatum*, con crecimiento separado y en un cultivo mixto. En un cultivo mixto, *P. aurelia* supera a *P. caudatum,* y el resultado es la exclusión competitiva. (Adaptado de Gause 1934.)

temperatura ambiental, de la humedad y de las fluctuaciones del número total de huevos, larvas, crías y adultos. A menudo, el resultado de la competencia no se obtuvo hasta que pasaron muchas generaciones.

En un estudio muy posterior, el ecólogo David Tilman de la Universidad de Minnesota cultivó en laboratorio poblaciones a dos especies de diatomeas: *Asterionella formosa* y *Synedra ulna*. Ambas especies necesitan sílice para formar sus paredes celulares. Los investigadores controlaron no solamente el crecimiento y declive poblacional, sino también el nivel de sílice en el agua. Cuando crecieron solas en un medio líquido al cual se le agregó sílice de forma continua, ambas especies mantuvieron la sílice en bajos niveles, mientras lo usaban para formar las paredes de la célula. Sin embargo, cuando se cultivaron juntas, el uso del sílice por parte de *S. ulna* redujo la concentración a un nivel inferior al necesario para que *A. formasa* sobreviviera y se reprodujera (figura 13.3). Al reducir la disponibilidad de recursos, *Synedra* llevó a *Asterionella* a la extinción.

13.4 | Los estudios apoyan el principio de exclusión competitiva

En tres de las cuatro situaciones predichas por las ecuaciones de Lotka-Volterra, una especie lleva a la otra a la extinción. Los resultados de los estudios de laboratorio presentados arriba apoyan a los modelos matemáticos. Estas y otras observaciones han conducido al concepto llamado **principio de exclusión competitiva**, que establece que no pueden coexistir «competidores completos». Los

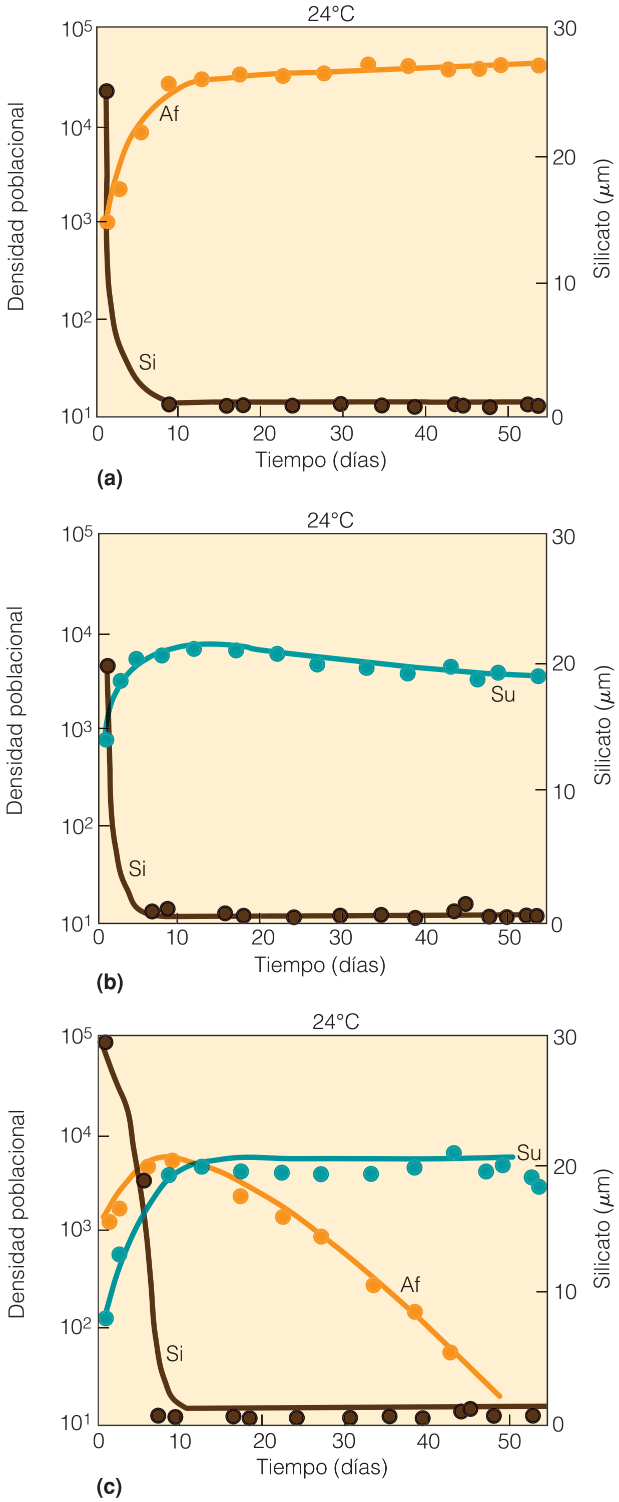
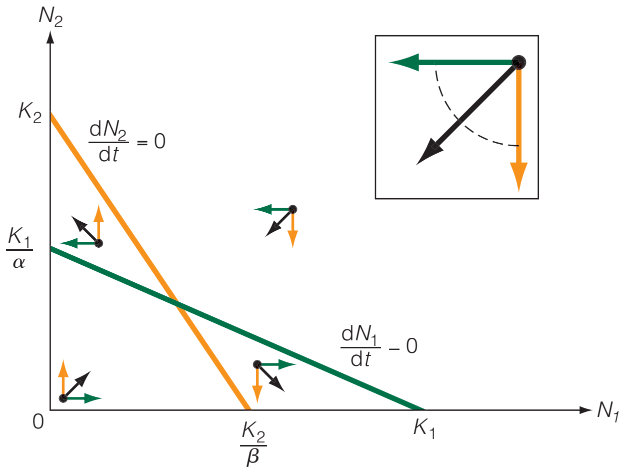


Figura 13.3 | Competencia entre dos especies de diatomeas, *Asterionella formosa* (Af) y *Synedra ulna* (Su), por el silicato (Si). **(a, b)** Cultivadas solas en un frasco de cultivo, ambas especies alcanzan una población estable que mantiene el silicato a un nivel bajo constante. *Synedra* lleva la concentración de sílice a niveles más bajos. **(c)** Cuando los dos crecen juntos, *Synedra* reduce el silicato hasta un punto en el cual la otra especie se extingue. (Adaptado de Tilman y col. 1981.)

Cuantificando la ecología 13.1 | ***Interpretación de isoclinas poblacionales***

Las isoclinas cero para ambas especies 1 y 2 se presentan en las Figuras 13.1a y 13.1b, respectivamente. Estas isoclinas (líneas) representan los valores combinados de la especie 1 y la especie 2 bajo los cuales la tasa de crecimiento poblacional es cero ($dN/dt = 0$) (véase la Figura de abajo). Para valores combinados de N_1 y N_2 que están debajo de la isoclina (la región desde la línea al origen de coordenadas), el crecimiento poblacional es positivo. Para valores de N_1 y N_2 sobre la isoclina, el crecimiento poblacional es negativo. Las flechas representan la dirección del cambio de población para cualquier punto. Para la isoclina cero de la especie 1, las flechas son paralelas al eje x (eje N_1) y muestran la dirección del cambio de población, que aumenta si señala una dirección alejada del origen y que disminuye si señala hacia el origen. Para la serie 2, las flechas son paralelas al eje y (eje N_2).



Para interpretar la dinámica combinada para cualquier combinación de α, β, K_1 y K_2, las isoclinas para las dos especies deben ponerse sobre los mismos ejes x e y.

Cada punto de la superficie representa los valores combinados de las especies 1 y 2 (N_1, N_2). Para representar la dirección del cambio de cada población se dibujan dos flechas. El cambio resultante se encuentra entre ambas flechas. Para los cuatro puntos (valores de N_1, N_2) que se trazan en el gráfico que se observa debajo, la flecha verde representa el cambio en la especie 1 y la flecha amarilla muestra el cambio correspondiente a la especie 2. Los futuros valores (pronosticados) de N_1 y N_2 se extenderán, entonces, en dirección a la flecha. Por lo tanto, el siguiente punto que representa los valores combinados de N_1 y N_2 debe extenderse en algún lugar entre las dos flechas (en la región definida por la línea de puntos, véase el gráfico) y está representado por la flecha negra. En las Figuras 13.1c-13.1f, solamente se muestran las flechas negras, y éstas a veces están curvadas para mostrar la dirección general en la cual se moverán las poblaciones combinadas con el tiempo. ●

1. ¿Cuál es el resultado de la competencia para el caso presentado en la figura mostrada?
2. ¿Que parámetro(s) de las ecuaciones de Lotka-Volterra (α, β, K_1, K_2, r_1 y r_2) influirán en los valores proyectados reales de N_1 y N_2 (N_1, N_2) dentro de la región definida por las dos flechas (verde y amarilla)?

competidores completos son dos especies (poblaciones que no se cruzan entre ellas) que viven en el mismo lugar y que poseen exactamente las mismas necesidades ecológicas. Bajo este conjunto de condiciones, si la población A aumenta de forma más lenta que la población B, entonces A superará a la especie B, conduciendo al final a su extinción local.

Por tanto, la exclusión competitiva es algo más que la competencia por un recurso limitado. Este principio supone varios supuestos sobre las especies involucradas y el ambiente en el cual se desarrollan. En primer lugar, asume que los competidores necesitan exactamente los mismos recursos. En segundo lugar, supone que las condiciones ambientales permanecen constantes. Dichas condiciones no se producen casi nunca. La idea de exclusión competitiva, sin embargo, ha generado una visión más crítica en el estudio de las relaciones competitivas en situaciones naturales. ¿Hasta qué punto pueden parecerse dos especies y aún coexistir? Las investigaciones resultantes han identificado una amplia variedad de factores que influyen en el resultado de la competencia interespecífica, incluyendo la influencia de factores ambientales que afectan directamente sobre la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de las especies, pero que no son recursos consumibles (como la temperatura o el pH); variaciones espaciales y temporales y disponibilidad de recursos; la competencia por múltiples recursos limitantes y la división de los recursos. Examinaremos cada tema y la forma en que funciona para influir sobre la naturaleza de la competencia en los apartados siguientes.

13.5 | Los factores independientes de los recursos influyen sobre la competencia

La competencia interespecífica afecta a individuos de dos o más especies que compiten por los mismos recursos limitantes. Una amplia variedad de factores influye sobre la aptitud relativa de diferentes especies para competir por el recurso compartido. Por ejemplo, cuando se abandona un campo o un cultivo agrícola (véase fotografía en la Figura 1 de Cuestiones de ecología: Bosques americanos, Capítulo 18), una amplia variedad de especies de plantas nativas coloniza el lugar y compite por recursos esenciales, incluyendo el espacio. La especie que tiene altas tasas de fotosíntesis y utiliza a las moléculas de carbono para el crecimiento en altura y la producción de hojas superará y hará sombra a otras especies, compitiendo por el espacio y accediendo al recurso esencial de la luz. Al principio, parecería que el conjunto de características (adaptación) que permiten un rápido crecimiento bajo altas condiciones lumínicas (véase el Apartado 6.7) sería el factor decisivo que determina al competidor superior. Los experimentos de campo han demostrado que esto es lo que sucede con las especies intolerantes a la sombra, de crecimiento rápido, que dominan rápidamente estos ambientes. Sin embargo, otras características del ambiente, además de la luz, también tienen influencia directa sobre la germinación, sobre el asentamiento y tasas de crecimiento de las especies y, por lo tanto, en el resultado de la competencia (véase el Perfil de investigadores: Katherine N. Suding). Los factores ambientales como la temperatura, el suelo o el pH del agua, la humedad relativa y la salinidad influyen directamente en los procesos fisiológicos relacionados con el crecimiento y reproducción de los vegetales pero no son recursos consumibles por los cuales compiten las especies.

Fakhri Bazzaz, de la Universidad de Harvard, examinó las respuestas de una variedad de vegetales anuales, que dominan durante las primeras etapas de sucesión de campos viejos, a variaciones de la temperatura del aire. Las especies difieren significativamente en el rango de temperaturas a las cuales obtienen las tasas máximas de germinación de semillas (Figura 13.4). Estas diferencias entre especies en las tasas de germinación influyen directamente sobre los patrones de establecimiento de plantones, posterior competencia por los recursos y estructura de comunidades de campos viejos durante las primeras etapas de la colonización y recuperación. Las diferencias en las respuestas de la temperatura de estas especies pueden resultar en una variación anual en la composición de las especies dentro de un campo viejo como resultado de las diferencias de temperaturas durante el comienzo de la estación de crecimiento. Se han observado resultados similares en comunidades de las marismas, donde variaciones de la salinidad (tanto espacial como temporal) pueden cambiar la capacidad competitiva relativa de la especie vegetal basándose en su tolerancia a las sales.

13.6 | La variación temporal del ambiente influye sobre las interacciones competitivas

Una especie excluye a otra cuando explota recursos compartidos y limitados, produciendo un aumento en su población a expensas de su competidor. Sin embargo, al igual

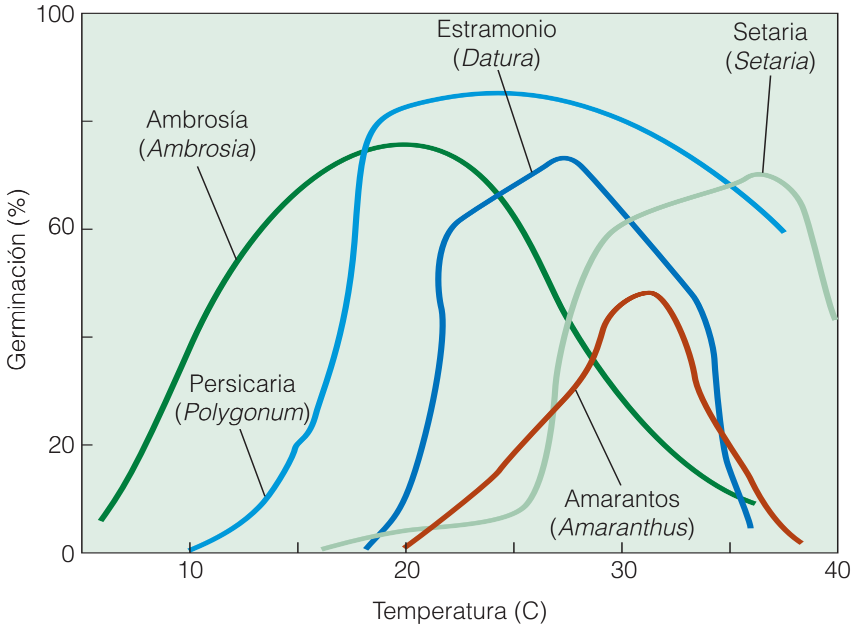


Figura 13.4 | Patrones de germinación de semillas de cinco especies vegetales anuales a lo largo del gradiente de temperatura. Estas especies dominan las primeras etapas de la sucesión secundaria de comunidades de campo en el Oeste medio de Estados Unidos. (Adaptado de Bazzaz 1996.)

que con el ejemplo de las especies vegetales anuales estudiado por Fakhri Bazzaz, cada especie se desenvuelve mejor bajo condiciones ambientales particulares (véase la Figura 13.4). La baja temperatura puede favorecer a un competidor, mientras que si la temperatura aumenta con el tiempo, la ventaja puede tenerla otra especie. Cuando las condiciones ambientales varían a través del tiempo, las ventajas competitivas también cambian. Como resultado, ninguna especie alcanzará una densidad suficiente para desplazar a sus competidores. De esta forma, la variación ambiental permite la coexistencia de los competidores, donde bajo condiciones constantes, uno excluiría a otro.

Un ejemplo similar se presenta en el trabajo de Meter Dye en las praderas de Sudáfrica. Éste examinó las variaciones anuales en la abundancia relativa de especies de pastos que ocupan una comunidad de sabana en el sudoeste de Zimbabwe. Desde 1971 a 1981, la especie herbácea dominante pasó de ser *Urochloas mosambicensis* a ser *Heteropogon contortus* (Figura 13.5a). Este cambio en la dominancia es el resultado de variaciones anuales en las precipitaciones (Figura 13.5b). Las precipitaciones durante la estación de lluvias de 1971-1972 y 1972-1973 fue mucho menor que el promedio. *Urochloa mosambicensis* puede mantener tasas de supervivencia y crecimiento más altas bajo condiciones secas que *Heteropogono contortus,* por lo que es un mejor competidor en condiciones de pocas lluvias. Con el retorno de las grandes precipitaciones durante el resto de la década, *Heteropogon contortus* se transformó en la especie de gramínea dominante. Las precipitaciones anuales de esta región semiárida de Sudáfrica son muy variables y las fluctuaciones en la composición de las especies como las que se observan en la Figura 13.5 son una característica común de la comunidad.

Además de cambiar las aptitudes competitivas relativas de las especies, la variación del clima puede funcionar como una limitación denso-independiente sobre la densidad de la población (véase el Apartado 11.12). Los períodos de sequía o de temperaturas extremas pueden disminuir las poblaciones por debajo de su capacidad de carga. Si estos eventos son suficientemente frecuentes durante el tiempo necesario que necesite la población para recuperarse (se acerque a la capacidad de carga), los recursos pueden ser suficientes durante los períodos intermedios para reducir y aún eliminar la competencia.

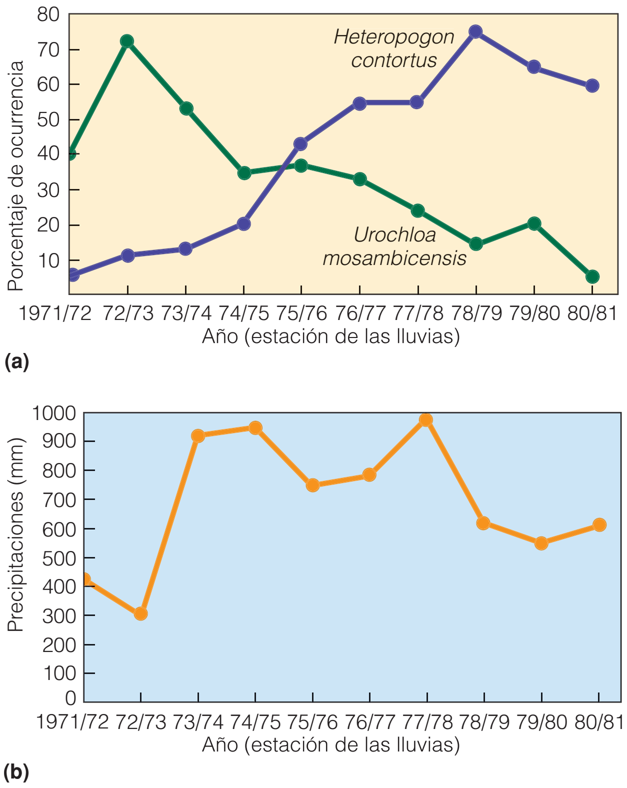


Figura 13.5 | **(a)** Cambio en la especie de gramínea dominante en una comunicad de sabana en el sudoeste de Zimbabwe durante el período 1971-1981. El cambio es la respuesta a patrones variables en las precipitaciones durante el mismo período **(b)**. *Urochloa mosambicensis* pudo competir de forma satisfactoria bajo condiciones más secas durante las estaciones de lluvias de 1971-1972 y 1972 y 1973. Con el aumento de las precipitaciones a partir de la estación de las lluvias de 1973-1974, *Heteropogon contortus* se volvió dominante en el lugar. (Adaptado de Dye y Apear 1982.)

13.7 | La competencia se da por múltiples recursos

En muchos casos, la competencia entre especies es provocada por múltiples recursos y, a menudo, la competencia por uno influye en la aptitud de un organismo para acceder a otros. Un ejemplo de esto es la territorialidad interespecífica, donde la competencia por el espacio influye sobre el acceso a la comida y a los sitios para anidar (véase el Apartado 11.10).

Una amplia variedad de especies de aves de las regiones templadas y tropicales exhiben territorialidad interespecífica. Con mucha frecuencia, esta práctica comprende la defensa de los territorios de especies muy relacionadas entre sí, como los mosqueros grises (*Emidonax wrightii)* y los mosqueros oscuros (*E. oberholseri)* del Oeste de los Estados Unidos. Sin embargo, algunas especies de aves, defienden sus territorios frente a un número mucho mayor de competidores potenciales. Por ejemplo, el carpintero bellotero (*Melanerpes formicivorus*) defiende los territorios de arrendajos y ardillas y también de otras especies de carpinteros. De todas maneras, se producen fuertes disputas territoriales interespecíficas entre los peces de los arrecifes de coral de colores brillantes.

La competencia entre vegetales ofrece numerosos ejemplos de cómo la competencia por un recurso puede influir

Perfil de investigadores | Katherine N. Suding

Departamento de Ecología y Biología Evolutiva
Universidad de California, Irving, California

Las perturbaciones naturales, como son el fuego, el viento, las inundaciones o las condiciones climáticas extremas, normalmente producen una destrucción parcial o completa de la vida vegetal dentro del área afectada. Con la alteración del ambiente local, las perturbaciones pueden influir en las tasas relativas de establecimiento, crecimiento y supervivencia de diferentes especies vegetales de una comunidad y, al hacerlo, influyen sobre los resultados de la competencia interespecífica. Aunque los ecólogos vegetales han comprendido desde hace tiempo que las perturbaciones naturales pueden alterar la composición de las comunidades vegetales, favoreciendo a algunas especies mientras se reduce la abundancia de otras, los mecanismos responsables de los cambios observados rara vez han sido estudiados. Para la ecóloga Katherine Suding de la Universidad de California, Irvine, sin embargo, el problema de cómo las perturbaciones influyen en la naturaleza de la competencia dentro de las comunidades vegetales ha sido el tema central de su investigación en los ecosistemas de las praderas de Norteamérica.

Las perturbaciones naturales pueden influir potencialmente en la naturaleza de la competencia al cambiar las condiciones ambientales en numerosas formas. Quitando las especies competitivamente dominantes o simplemente reduciendo la densidad vegetal global, las perturbaciones pueden funcionar para reducir la intensidad de la competencia dentro de un área afectada. Las perturbaciones también pueden alterar el ambiente abiótico. Por ejemplo, dentro de los ecosistemas de las praderas herbáceas, los pequeños montículos del suelo (10 a 70 cm de diámetro), creados como madrigueras por los pequeños mamíferos, tienen un impacto significativo sobre los ambientes biótico y abiótico circundantes. La formación de montículos no sólo redujo la cobertura vegetal del área circundante a la abertura sino que también influyó sobre la compactación del suelo y la humedad del suelo en el área del montículo. Las especies vegetales que habitan los montículos resultantes tienden a ser diferentes de aquellas que caracterizan la pradera circundante.

Para comprender cómo esta perturbación influye en la naturaleza de la competencia interespecífica, Suding dirigió una serie de experimentos en el ecosistema de praderas de hierbas altas en el Resthaven Wildlife Area, cerca de Castalia, Ohio. Suding desarrolló un diseño experimental para separar los efectos de la reducción de la competencia (como resultado de la eliminación de vegetales) y los cambios en el ambiente abiótico (formación de montículos) sobre el resultado de la competencia después de la perturbación. Se aplicaron dos tratamientos ambientales del suelo. En algunas parcelas, el ambiente del suelo permaneció sin perturbaciones (sin montículos). En el segundo grupo de parcelas, se simularon montículos similares a aquellos formados por pequeños mamíferos, para eso, se extrajeron los vegetales existentes, se pusieron a una profundidad de 15 cm, se eliminaron los restos de las raíces y coronas del vegetal, y luego se ablandó el suelo.

Además de los dos tratamientos del suelo, se aplicaron tres tratamientos vecinos. En las mismas parcelas, la vegetación se dejó inalterada (vecinos adultos). En un segundo grupo de parcelas, la vegetación se eliminó, y los plantones de especies colonizadoras se plantaron para estimular las condiciones encontradas en los primeros estados después de la perturbación (vecinos juveniles) en un tercer grupo de parcelas, toda la vegetación se eliminó (no hay vecinos).

La combinación de dos tratamientos de suelos y tres del vecindario dio un total de seis tratamientos, que se ilustran en la Figura 1. La combinación de montículos y vecinos juveniles se llamarán «tratamientos de claros», y la combinación de sin montículo y vecino adulto ser llamará «tratamiento control».

Las tres especies vegetales, la gramínea C_4 *Andropogon gerardii*, y dos herbáceas, *Raticida pinnata* y *Corepsis tripte-*

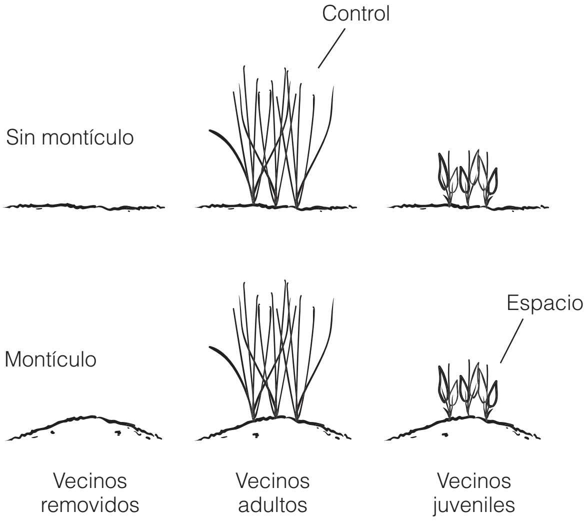


Figura 1 | Las combinaciones del suelo (montículos y falta de montículos) y tratamientos vecinos usados en el experimento de perturbaciones.

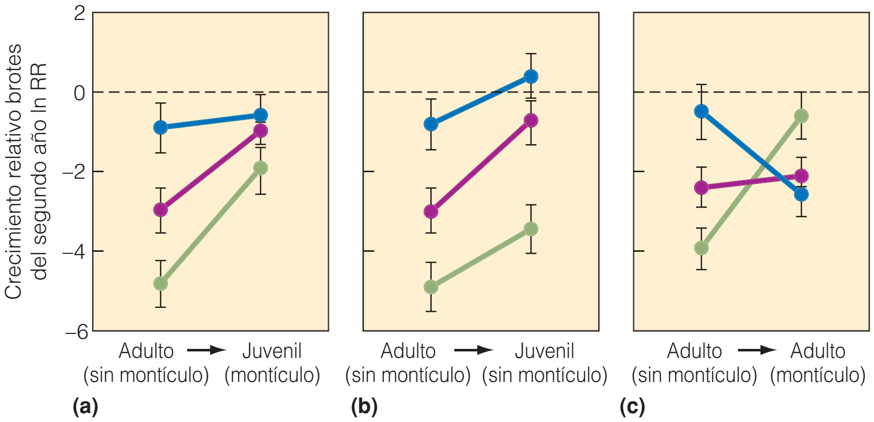


Figura 2 | Los efectos de los tratamientos seleccionados (véase la Figura 1) en la respuesta competitiva de la *Androgon* (verde), *Coreposis* (azul) y *Raticida* (magenta). Cada gráfico (a, b y c) presenta una comparación entre el control (adulto-sin montículo) y uno de los otros 6 tratamientos indicados en la Figura 1. Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para usar los datos y para calcular la desviación estándar.

ris, se incluyeron en el experimento. En cada parcela, se plantaron tres individuos de la misma especie blanco, dando un total de 18 tratamientos (3 especies × 2 suelos × 3 vecinos). El experimento duró 2 años, con tratamientos que se recolectaron anualmente y estimaciones de la tasa de crecimiento relativa (RGR: véase Cuantificando la ecología 6.1) calculadas para el período intermedio. Suding utilizó el logaritmo natural o neperiano (ln) de la proporción de las tasas de crecimiento relativo de los individuos blanco medidos con y sin vecinos (ln RR) como un índice de competencia:

$$\ln (\mathrm{RR} = \ln_{\text{con vecinos}} /\mathrm{RGR}_{\text{sin vecinos}})$$

El índice de competencia para las tres especies bajo el tratamiento control (adulto y sin montículo) (RGR control/ RGR vecinos eliminados) demostró una clara jerarquía competitiva y los vegetales vecinos tenían por lo menos el efecto competitivo sobre *Coroeopsis,* un efecto intermedio sobre *Rabitida* y el mayor efecto (reducción de RGR) sobre *Andropogon* (Figura 2a). El tratamiento de claros (juvenil y montículo) dio como resultado una reducción de la competencia para las tres especies, eliminando la jerarquía competitiva observada bajo el tratamiento control (Figura 2a). La influencia relativa de la intensidad decreciente de la competencia (eliminación de vegetales vecinos) y los cambios en los factores abióticos (formación de montículos) sobre la ruptura de la jerarquía competitiva puede evaluarse comparando los resultados del tratamiento control con el tratamiento con montículo y con el tratamiento de vecinos reducidos (los dos componentes que constituyen el tratamiento de claros; véase la Figura 1). La comparación entre los tratamientos control y de vecinos reducidos (Figura 2b) revela una reducción en la intensidad de la competencia, pero la jerarquía competitiva observada bajo el tratamiento control no se ha alterado. Por el contrario, el tratamiento con montículo cambió las aptitudes competitivas relativas de las tres especies (Figura 2c), disminuyendo el efecto competitivo de los vegetales vecinos sobre *Andropogon* pero aumentando el efecto competitivo de vegetales vecinos sobre *Coreopsis.* El tratamiento no influyó sobre el índice competitivo de *Raticida,* y retuvo su valor intermedio en la jerarquía.

Los resultados de los análisis muestran claramente que la eliminación de la jerarquía competitiva que existe en la pradera establecida (el tratamiento control) después de la creación de ambientes de claros por la conducta de formar madrigueras de pequeños mamíferos es el resultado de cambios abióticos (compactación específicamente reducida y menor humedad del suelo asociada con la formación de montículos) más que cambios en las características del vecindario tales como la biomasa.

El trabajo de Katherine Suding ha proporcionado valiosas razones de las interacciones entre factores bióticos y abióticos que ocurren después de perturbaciones y cómo estas interacciones pueden influir sobre la capacidad competitiva relativa de las especies vegetales y, en última instancia, la composición y dinámica de las comunidades vegetales.●

Bibliografía

Suding, K. 2001. The effect of spring burning on competitive rankings of prairie species. *Journal of Vegetation Science* 12:849-56.

Suding, K., and D. Goldberg. 2001. Do disturbances alter competitive hierarchies? Mechanisms of change following gap formation. *Ecology* 82:2133-49.

1. ¿Qué mide exactamente el índice de comparación, ln RR?
2. En base al tratamiento del tema de adaptaciones vegetales en el Capítulo 6 ¿qué características podrían hacer que las especies herbáceas *Coreopsis* y *Raticida* fueran mejores competidores que la gramínea *Andropogon* en presencia de perturbaciones?

en la aptitud de un individuo para explotar otros recursos esenciales, conduciendo a un efecto combinado sobre el crecimiento y la supervivencia. R. H. Groves y J. D. Williams examinaron la competencia entre poblaciones de tréboles subterráneos (*Trifolium subterraneum)* y la achicoria dulce (*Chondrilla juncea*) en una serie de experimentos realizados en invernadero. Se cultivaron los vegetales en monocultivos (poblaciones únicas) y en mezclas (dos poblaciones combinadas). Los investigadores utilizaron un diseño experimental único para determinar los efectos independientes de la competencia por los recursos aéreos (luz) y subterráneos (agua y nutrientes) (véase el Apartado 11.10). En los monocultivos, las plantas crecen en macetas, lo cual permite que la bóveda vegetal (hojas) y las raíces de varios individuos se mezclen entre sí. En las mezclas de dos especies, se usaron tres enfoques diferentes (Figura 13.6): (1) las plantas de ambas especies crecieron juntas en la maceta, permitiendo que la bóveda vegetal y las raíces se mezclaran entre sí; (2) las plantas de ambas especies crecieron en el mismo suelo pero con sus bóvedas vegetales separadas y (3) las especies crecieron en suelos separados (macetas) con sus bóvedas vegetales mezcladas entre sí.

La achicoria dulce no influyó significativamente en el crecimiento del trébol. Sin embargo, el crecimiento de la achicoria dulce sí fue alterado en los tres tratamientos donde las dos poblaciones crecieron juntas. Cuando se permitió que las raíces se mezclaran, la biomasa (peso seco de la población vegetal) de la achicoria dulce se redujo en un 35 por ciento en comparación con la biomasa de la especie cuando creció como monocultivo. La biomasa se redujo en un 53 por ciento cuando las bóvedas vegetales se mezclaron entre sí. Cuando las bóvedas vegetales y las raíces se mezclaron, la biomasa se redujo en un 69 por ciento, indicando una interacción de la competencia por los recursos aéreos y subterráneos. Las plantas de trébol fueron los competidores superiores por los recursos aéreos y subterráneos, dando como resultado un efecto combinado de competencia por estos dos recursos (véanse los Apartados 11.10 y 17.7). Este tipo de interacción se ha observado en una variedad de experimentos en laboratorio y en el campo. Las especies con tasas de crecimiento más rápido crecen más altas que las especies de crecimiento más lento, reduciéndoles la luz disponible, crecimiento y demanda por recursos subterráneos. Esto funciona para aumentar el acceso a los recursos por parte del competidor superior y que éste crezca aún más.

13.8 | Las aptitudes competitivas relativas cambian junto con los gradientes ambientales

Mientras cambien las condiciones ambientales, también lo harán las aptitudes competitivas relativas de las especies. Los cambios en la aptitud competitiva pueden ser una consecuencia de cambios en la capacidad de carga de las especies (valores de K; véase Cuantificando la ecología 13.2: Competencia bajo condiciones ambientales variables: aplicación del modelo de Lotka-Volterra) relacionadas con una base de recursos variables o de cambios en el medio ambiente físico que interactúan con la disponibilidad de recursos.

Numerosos estudios de laboratorio y de campo han examinado los resultados de la competencia entre las especies vegetales a través de gradientes experimentales de disponibilidad de recursos. Los ecólogos Steward Pickett y Fakhri Bazzaz examinaron la aptitud competitiva de las plantas anuales de verano que crecen a lo largo de un gradiente experimental de disponibilidad de humedad. Cada una de las especies vegetales creció en gradientes experimentales bajo dos condiciones: (1) monocultivo (sin competencia interespecífica) y (2) mezcla (todas las especies presentes: competencia interespecífica). Los investigadores observaron que las aptitudes competitivas relativas de las especies, tal como se refleja en la diferencia entre sus respuestas en el monocultivo y la mezcla, cambian a lo largo del gradiente de humedad (Figura 13.7).

Mike Austin y sus colegas del laboratorio de investigación Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (CSIRO) en Canberra, Australia, han realizado numerosos estudios en invernadero para explorar la naturaleza variable de la competencia interespecífica entre especies vegetales a lo largo de gradientes experimentales de disponibilidad de nutrientes. En uno de dichos experimentos, los investigadores examinaron la respuesta de seis especies de cardos a lo largo de un gradiente de disponibilidad de nutrientes (aplicación de solución de nutrientes). Los vegetales crecieron en monocultivo (especie única) y mezcla (las seis especies) bajo 11 tratamientos de nutrientes diferentes, que oscilaban entre 1/64 y 16 veces la concentración recomendada de solución nutriente de invernadero estándar. Después de un período de 14 semanas, se cose-

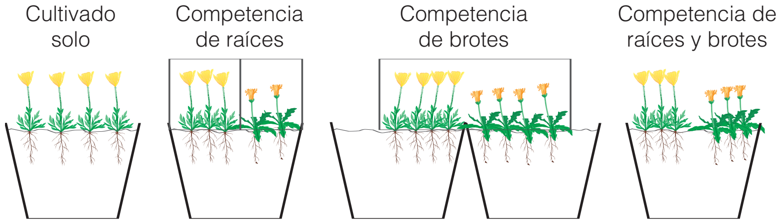


Figura 13.6 | **Diseño experimental usado para examinar la competencia aérea y subterránea entre el trébol subterráneo y la achicoria dulce.** (Adaptado de Groves y Williams 1975.)

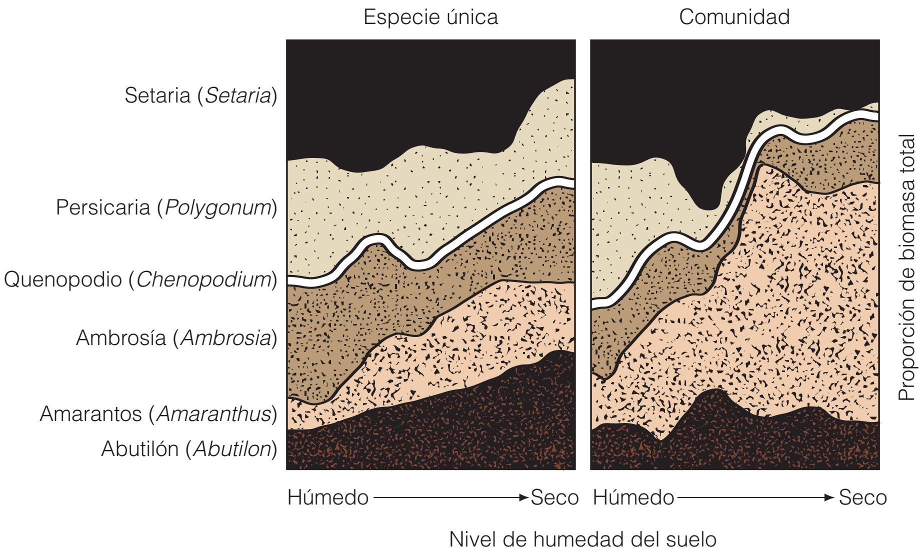


Figura 13.7 | Respuesta diferencial de las plantas anuales de verano sobre un cultivo en gradiente de humedad, como individuos y en una comunidad (como mezcla). (Datos de Pickett y Bazzaz 1978.)

charon las plantas y se determinaron sus pesos secos. Las respuestas de las seis especies a lo largo del gradiente de nutrientes para los experimentos de monocultivo y mezcla se presentan en la Figura 13.8.

Dos resultados importantes surgen del experimento con cardos. En primer lugar, al igual que en el experimento de Pickett y Bazzaz (véase la Figura 13.7), cuando el crecimiento se produce en una mezcla, la respuesta (biomasa acumulada) de cada especie a lo largo del gradiente de recursos difiere del patrón observado cuando el crecimiento se produce en aislamiento (monocultivo). En segundo lugar, las aptitudes competitivas relativas de las especies cambian a lo largo del gradiente de nutrientes. Este resultado se observa de manera más sencilla cuando la respuesta de cada especie en los experimentos realizados con especies mixtas se expresa de forma relativa. Esta expre-

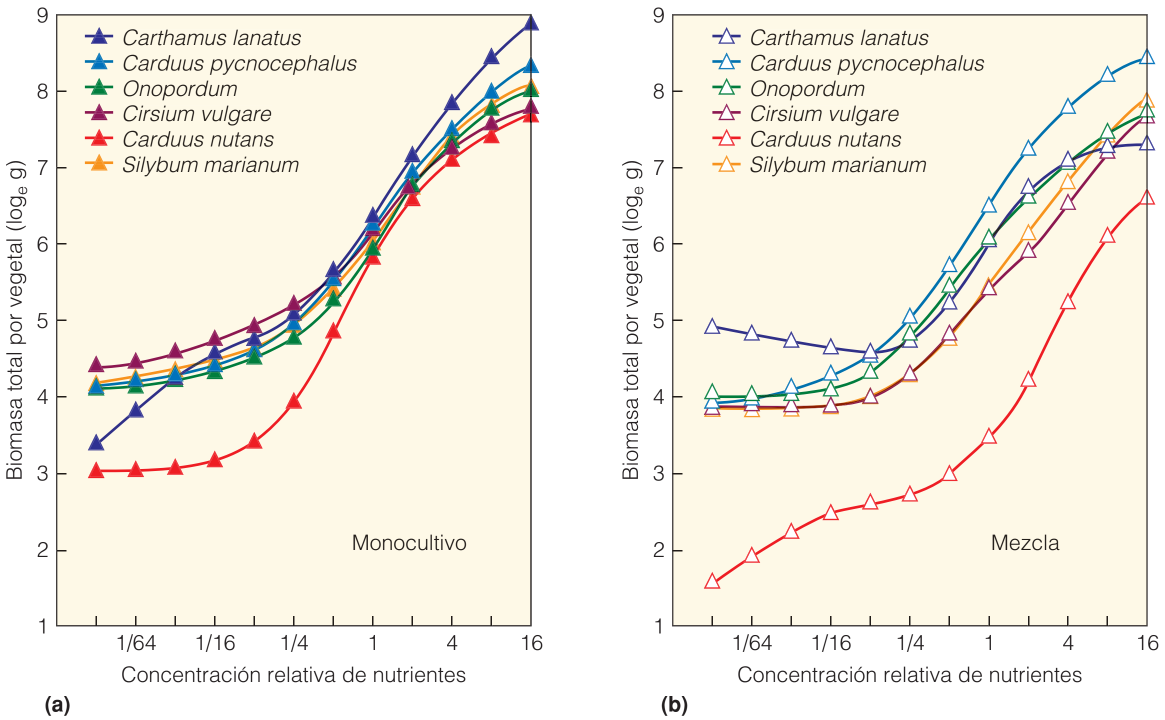


Figura 13.8 | Respuesta de seis especies de cardos a un gradiente experimental de disponibilidad de nutrientes: **(a)** poblaciones de especies únicas (monocultivos), y **(b)** poblaciones mixtas. (Adaptado de Austin et al. 1986.)

Cuantificando la ecología 13.2 | Competencia bajo condiciones ambientales variables: aplicación del modelo de Lotka-Volterra

Bajo una serie de condiciones ambientales, el resultado de la competencia interespecífica reflejará las aptitudes relativas de las especies involucradas para acceder y adquirir los recursos esenciales que son necesarios para la supervivencia, crecimiento y reproducción. Como hemos observado en el análisis de la competencia interespecífica usando las ecuaciones de Lotka-Volterra (véase el Apartado 13.2), dos factores interactúan para influir en el resultado de la competencia, los coeficientes de competencia (α y β) y las capacidades de carga de las especies involucradas (K_1 y K_2). Los coeficientes de competencia representan el efecto per capita de un individuo de una especie sobre el otro. Estos valores serán una función de la superposición de dietas y de las velocidades de captación de recursos de las dos especies. Por lo tanto, estos valores reflejan características de las especies. Por el contrario, las capacidades de carga son una función de la base de recursos (disponibilidad) para cada especie en el ambiente predominante. Los cambios en las condiciones ambientales que influyen sobre la disponibilidad de recursos, por lo tanto, influyen en las capacidades de carga relativas de las especies y pueden influir directamente en la naturaleza de la competencia.

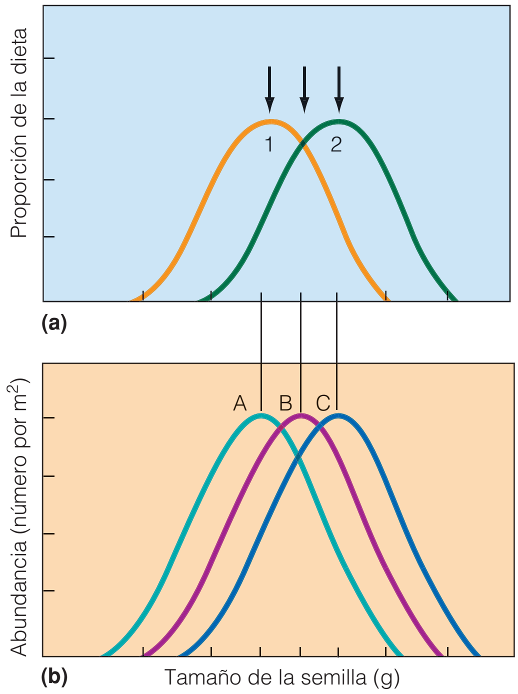


Figura 1 | **(a)** La proporción de diferentes tamaños de semillas que constituyen las dietas de dos especies (especie 1 y 2) y **(b)** abundancias relativas de diferentes tamaños de semillas en tres ambientes diferentes (A, B y C).

Consideremos, por ejemplo, dos especies (especie 1 y especie 2) que necesitan los mismos recursos alimenticios limitados: las semillas. Las dietas de las dos especies se muestran en la Figura 1a. Observe que la superposición de la dieta de las dos especies es simétrica. Si la tasa de captación de comida (semillas comidas por unidad de tiempo) es la misma, podemos suponer que los coeficientes de competencia son los mismos. Para el propósito de este ejemplo, supongamos un valor de 0,5 para α y β.

Ahora supongamos que la distribución de tamaños de semillas y de su abundancia varía en función de las condiciones ambientales. Por ejemplo, en la Figura 1b, el tamaño promedio de la semilla aumenta del ambiente A al B y al C. Debido a que la distribución de tamaño de las semillas cambia, también lo hará la capacidad de carga (*K*) para cada especie. Supongamos que la capacidad de carga de las dos especies varía como se observa en la tabla de la siguiente página.

sión se logra dividiendo el valor de biomasa (peso seco) de cada especie con cada nivel de nutriente por el valor de la especie que logró la mayor biomasa en ese nivel. El rendimiento relativo de cada especie en cada nivel de nutriente entonces oscila entre 0 y 1. Las respuestas relativas de las tres especies de cardos dominantes (mayor acumulación de biomasa) a lo largo del gradiente de nutrientes se observa en la Figura 13.9. Tenga en cuenta que *Carthamus lanatus* es el competidor superior con bajas concentraciones de nutrientes, *Carduus pycnocephalus* a valores intermedios y *Silybum marianum* con las mayores concentraciones de nutrientes.

Los estudios de campo pensados para analizar la influencia de la competencia interespecífica a través de un gradiente ambiental a menudo revelan que múltiples factores ambientales interactúan para influir en la respuesta de

	Ambiente **A**	 **B**	 **C**
Especie 1 (*K*)	225	150	75
Especie 2 (K)	75	150	225

Ahora podemos explorar la naturaleza cambiante de la competencia entre las dos especies en estos tres lugares usando las ecuaciones de Lotka-Volterra y el análisis gráfico de isoclinas de crecimiento cero presentado en el Apartado 13.2.

La construcción de las isoclinas cero en cada uno de los tres ambientes requiere los valores presentados en el cuadro a continuación:

Ambiente	K_1	K_1/α	K_2	K_2/β
A	225	450	75	150
B	150	300	150	300
C	75	150	225	450

Los resultados de la competencia en estos tres ambientes usando las ecuaciones de Lotka-Volterra se presentan gráficamente en la Figura 2. En el ambiente A, la especie 1 gana, en el ambiente B, las especies 1 y 2 coexisten, en el ambiente C, la especie 2 gana. Debido a que la abundancia relativa de los diferentes tamaños de semillas cambia de un ambiente a otro, los cambios que influyen a la capacidad de carga de las dos especies cambian la naturaleza de la competencia interespecífica. ●

1. Supongamos que los coeficientes de competencia no fueran los mismos para ambas especies sino $\alpha = 0{,}5$ y $\beta = 0{,}25$. ¿Qué influencia tendría esto en el resultado de la competencia en el ambiente A?
2. ¿Qué factor o factores podrían hacer que los valores relativos de los coeficientes de competencia (α y β) cambiaran en los tres ambientes diferentes?

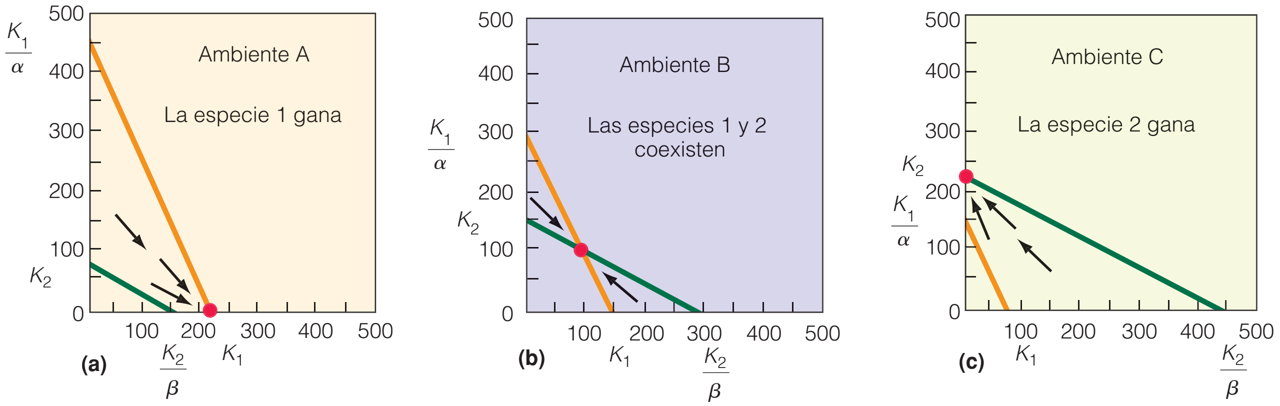


Figura 2 | Resultados de las interacciones competitivas de las dos especies en los tres ambientes diferentes (parámetros de ecuaciones de Lokta-Volterra presentadas en el texto).

los organismos a través del paisaje. En las regiones costeras de Nueva Inglaterra, se ha demostrado que la competencia interespecífica por nutrientes es un factor importante en la determinación de los patrones de zonación de los vegetales de las marismas (véase el Apartado 17.5). Sin embargo, las aptitudes competitivas relativas de las especies por los nutrientes están influenciadas por la aptitud de las especies vegetales de tolerar un gradiente de creciente tensión física relacionada con el anegamiento, la salinidad y la disponibilidad de oxígeno en el suelo y en los sedimentos (Figura 13.10). Los límites superiores (hacia la línea de costa) de la distribución de las especies se establece mediante la competencia interespecífica por los nutrientes, mientras que los límites más bajos se establecen por la aptitud para tolerar la tensión física asociada con el aumento de la profundidad del agua (véase el Apartado 17.5).

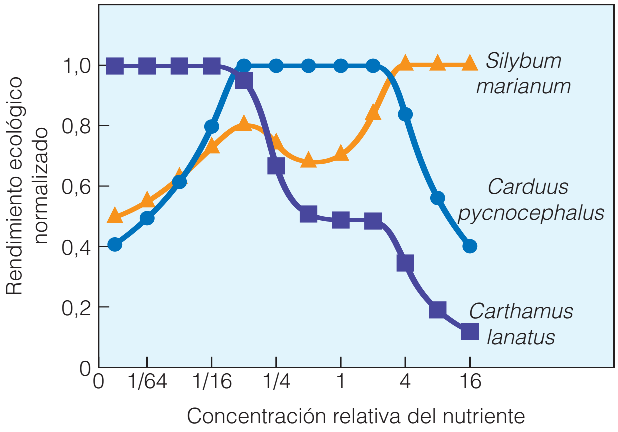


Figura 13.9 | Diferencias en la respuesta de tres especies de cardos cultivadas a niveles relativos de nutrientes diferentes. Los niveles de nutrientes (eje *x*), representan 11 tratamientos con nutrientes diferentes, que oscilan entre 1/64 a 16 veces la concentración recomendada de la solución de nutriente de invernadero estándar. La respuesta (eje *y*) se mide como la respuesta ecológica normalizada de las tres especies de cardos dominantes cuando se cultivan como una mezcla (competencia interespecífica). Esta expresión se logra dividiendo el valor de la biomasa (peso seco) para cada especie en cada nivel de nutriente por el valor de la especie que logró la mayor biomasa a ese nivel (véanse los resultados de experimentos presentados en la Figura 13.8). El rendimiento relativo de cada especie con cada nivel de nutriente entonces oscila entre 0 y 1. (Adaptado de Austin et al. 1986.)

Las ardillas listadas constituyen un ejemplo llamativo de la interacción de la competencia y tolerancia con el estrés físico en la determinación de la distribución de especies a lo largo de un gradiente ambiental. En este caso afectan la tolerancia fisiológica, el comportamiento agresivo y la restricción de los hábitats en los cuales un organismo tiene ventaja competitiva. En la ladera Este de la Sierra Nevada viven cuatro especies de ardillas listadas: la ardilla listada alpina (*Eutamias alpinus*), la ardilla listada de San Bernardino (*E. speciousus*), la ardilla listada del pino melis (*E. amoenus*) y la ardilla listada pequeña (*E. minimus*), de las cuales tres o más tienen necesidades alimenticias muy solapadas. Cada especie ocupa una zona a altitudes diferentes (Figura 13.11).

La línea de contacto entre ardillas listadas se determina en parte por la agresión interespecífica. La conducta agresiva por parte de la ardilla listada del pino melis dominante determina el rango superior de la ardilla listada pequeña. Aunque la ardilla listada pequeña puede ocupar un rango total de hábitats desde el desierto de artemisa a los campos alpinos, está restringida en la Sierra Nevada a los hábitats de artemisa. Fisiológicamente, es más capaz de controlar el estrés al calor que las otras, lo cual le permite habitar en artemisas muy calientes y secas. Si la ardilla listada del pino melis es alejada de su hábitat, la ardilla listada pequeña se traslada a los bosques de pinos abiertos desalojados. Sin embargo, si la ardilla listada pequeña es alejada de su hábitat de artemisa, la ardilla listada del pino melis no invade el hábitat. La conducta agresiva de la ardilla listada de San Bernardino a su vez determina el límite superior de la ardilla listada del pino melis. La ardilla listada de San Bernardino es restringida al hábitat del bosque sombreado porque

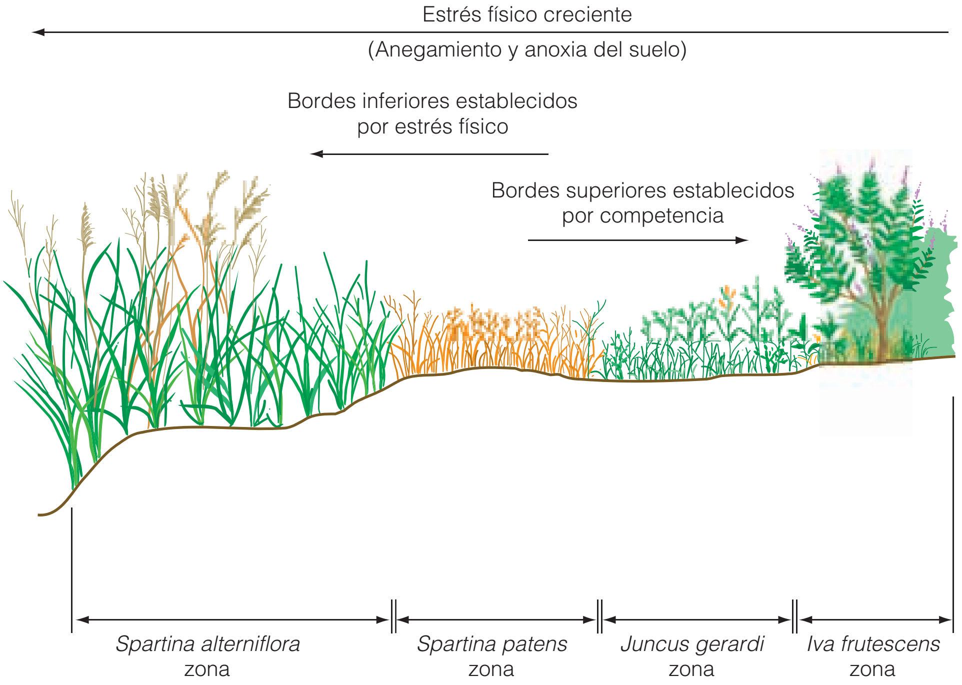

Estrés físico creciente
(Anegamiento y anoxia del suelo)
Bordes inferiores establecidos por estrés físico
Bordes superiores establecidos por competencia
Spartina alterniflora zona
Spartina patens zona
Juncus gerardi zona
Iva frutescens zona

Figura 13.10 | Zonación de especies de vegetales perennes dominantes en una comunidad de marismas de Nueva Inglaterra. Los bordes superiores de la distribución de especies son una función de la competencia, mientras que los límites inferiores son una función de la aptitud de las especies para tolerar el estrés físico asociado con la salinidad, el anegamiento y las bajas concentraciones de oxígeno de los sedimentos. (Adaptado de Emery et al. 2001.)

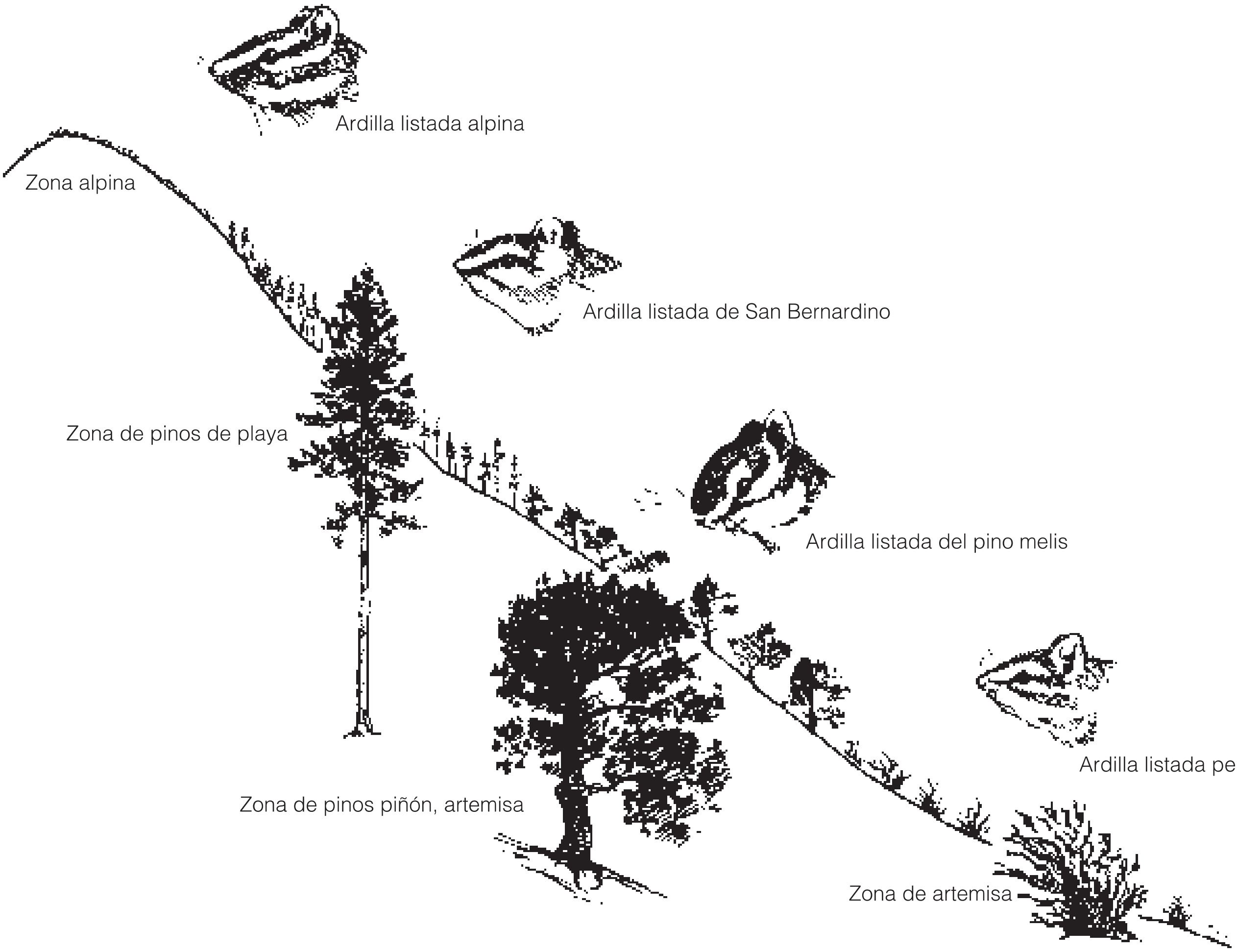

Ardilla listada alpina
Zona alpina
Ardilla listada de San Bernardino
Zona de pinos de playa
Ardilla listada del pino melis
Ardilla listada pequeña
Zona de pinos piñón, artemisa
Zona de artemisa

Figura 13.11 | Sección transversal de la Sierra Nevada en California, 38° Norte de latitud, muestra zonación de vegetación y rangos altitudinales de cuatro especies de ardillas listadas (*Eutamias*) en la ladera Este. (Adaptado de Heller-Gates 1971.)

es vulnerable al estrés del calor. La más agresiva de las cuatro, la ardilla listada de San Bernardino también puede limitar el rango de descenso de la ardilla listada alpina. Por lo tanto, el rango de cada ardilla listada es determinado por la exclusión agresiva y por su aptitud para sobrevivir y reproducirse en un hábitat hostil a las otras especies.

13.9 | La competencia interespecífica influye en el nicho de una especie

Un organismo libre de interferencias por parte de otras especies podría usar el rango total de condiciones y recursos bajo los cuales puede sobrevivir y reproducirse. Llamamos a este rango el **nicho fundamental** de una especie. La competencia de otras especies a menudo se restringe una especie a una parte de su nicho fundamental. La porción del nicho fundamental que una especie realmente explota como resultados de las interacciones con otras especies (tales como la competencia) es su **nicho efectivo**. En el trabajo de J. B. Grace y R. G. Wetzel de la Universidad de Michigan se muestra un ejemplo. Dos especies de espadañas (*Typha*) habitan a lo largo de la línea de costa de las lagunas de Michigan. Una especie, *Typha latifolia*, domina la zona de agua más somera, mientras que *Typha angustifolia* ocupa las aguas más profundas más alejadas de la costa. Cuando estas dos especies crecieron a lo largo del gradiente de profundidad del agua en ausencia de las otras especies, una comparación de los resultados con sus distribuciones naturales reveló cómo la competencia influía en sus nichos efectivos (Figura 13.12). Ambas especies pueden sobrevivir en agua someras, pero solamente la espadaña de hoja estrecha, *Typha angustifolia*, puede crecer en aguas con una profundidad mayor a 80 cm. Cuando las dos especies crecen juntas a lo largo del mismo

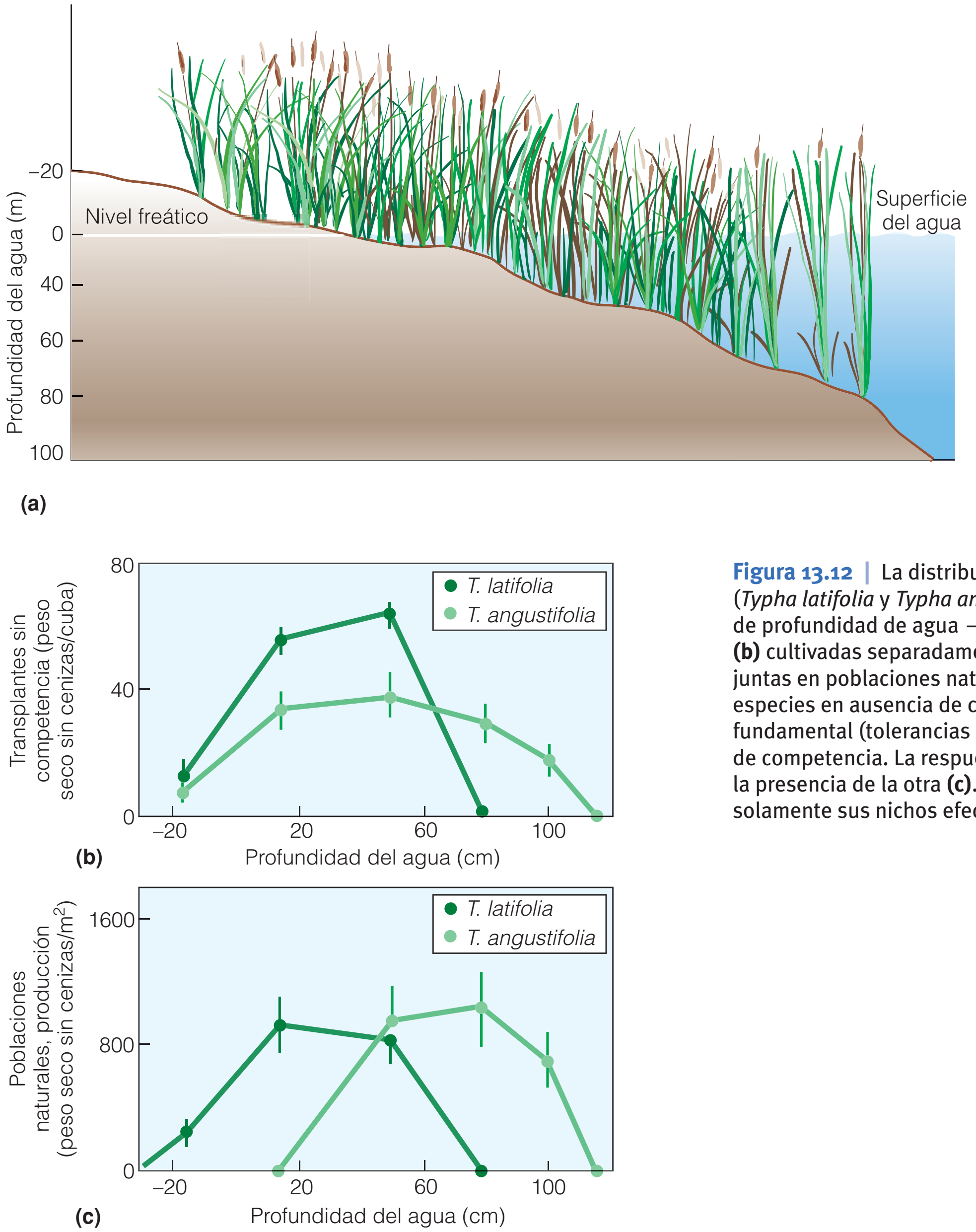


Figura 13.12 | La distribución de dos especies de espadañas (*Typha latifolia* y *Typha angustifolia*) a lo largo de un gradiente de profundidad de agua —como se ilustra en **(a)**—; **(b)** cultivadas separadamente en un experimento; **(c)** cultivadas juntas en poblaciones naturales. Las respuestas de las dos especies en ausencia de competencia **(b)** refleja su nicho fundamental (tolerancias fisiológicas) en ausencia de competencia. La respuesta de cada especie es alterada por la presencia de la otra **(c)**. Éstas, se ven forzadas a ocupar solamente sus nichos efectivos. (Adaptado de Grace y Wetzel 1981.)

gradiente de profundidad de agua, sus distribuciones, o nichos efectivos, cambian. Aunque *Typha angustifolia* pueda crecer en aguas someras (de 0 a 20 cm de profundidad) y sobre la línea de costa (de –20 a 0 cm de profundidad), en presencia de *Typha latifolia,* está limitada a profundidades de 20 cm o más. Los individuos de *T. latifolia* superan a los individuos de *T. angustifolia* por los recursos de nutrientes, luz y espacio, limitando la distribución de *T. angustifolia* a las aguas profundas. Observe que la máxima abundancia de *T. angustifolia* se produce en aguas más profundas, donde *T. latifolia* no puede sobrevivir.

Aunque cada una de las dos especies de espadañas tiene un uso exclusivo de un subconjunto del rango de hábitats a lo largo de la línea de costa, las especies coexisten a profundidades intermedias. Cuando dos o más organismos usan una parte del mismo recurso en forma simultánea, ya sea comida o hábitat, se llama **solapamiento de nicho**. Se supone que la cantidad de solapamiento de nicho es proporcional al grado de competencia por ese recurso. Sin embargo, el solapamiento de nicho no siempre significa una alta interacción competitiva. De hecho, puede no haber recursos en los abastecimientos cortos. Una amplia superposición de nichos puede indicar que existe poca competencia y que los recursos son abundantes.

Tal como han ilustrado los ejemplos anteriores, la competencia puede forzar a las especies a restringir su uso del espacio, rango de alimentos u otras actividades orientadas a los recursos. Como resultado las especies no siempre ocupan esa parte de su nicho fundamental que corresponde a las condiciones bajo las cuales hacen lo mejor en términos de la mayor tasa de crecimiento, reproducción y estado físico (Figura 13.13). Jessica Gurevitch, de la Universidad de New Cork, en Stony Brook, examinó el papel de la competencia interespecífica sobre la distribución local de *Stipa neomexicana*, una gramínea perenne C$_3$ encontrada en las comunidades herbáceas semiáridas del Sudeste de Arizona. *Stipa* se encuentra solamente sobre las cimas de las colinas secas donde la cubierta herbácea es escasa, más que en áreas más húmedas, bajas debajo de las cimas de las colinas donde la cubierta herbácea es mayor. En una serie de experimentos, Gurevitch quitó las plantas cercanas a las plantas de *Stipa* individuales en los hábitats de la cima de la colina, en la zona media de la ladera y en la parte más baja de la ladera. Se comparó la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de estas plantas con individuos controles (cuyas plantas vecinas no fueron quitadas). Sus resultados demuestran claramente que *Stipa* tiene una mayor tasa de crecimiento, produce una mayor cantidad de flores por planta y tiene tasas de supervivencia de plantones superiores en los hábitats de la parte media e inferior de la ladera (Figura 13.14). La densidad de su población en estos hábitats es limitada por la competencia con especies de gramíneas C$_4$ más exitosas. La distribución de *Stipa* (o nicho efectivo) se limita a hábitats subóptimos debido a la competencia.

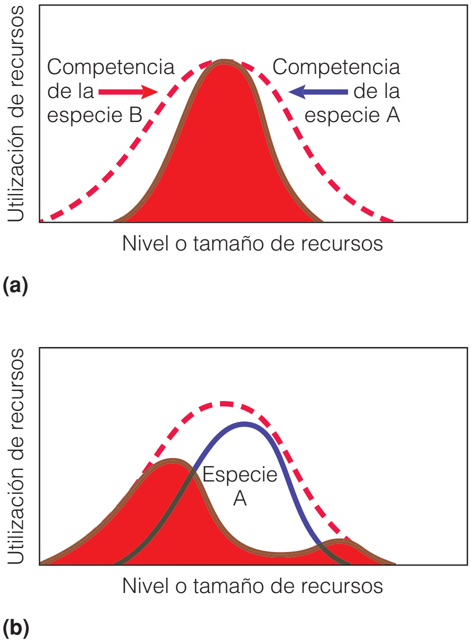

Utilización de recursos
Competencia de la especie B
Competencia de la especie A
Nivel o tamaño de recursos
(a)
Utilización de recursos
Especie A
Nivel o tamaño de recursos
(b)

Figura 13.13 | Dos posibles relaciones entre nichos fundamentales y efectivas para una especie hipotética. El nicho fundamental está indicado mediante guiones rojos y el nicho efectivo en rojo sombreado. **(a)** Las especies a y b compiten por los recursos y hacen que el nicho efectivo de la especie se comprima al óptimo central. Observe que las curvas son simétricas y en forma de campana. **(b)** Una especie dominante A (línea morada) obliga a la especie C a salir de su punto óptimo hacia una parte periférica de su nicho fundamental, produciendo un nicho efectivo bimodal, asimétrico que se observa en rojo. (Adaptado de Austin 1999.)

Gran parte de las evidencias de la competencia proviene de estudios, tales como los dos presentados anteriormente, que demuestran la contracción de un nicho fundamental en presencia de un competidor. Lo contrario de una compresión o cambio en un nicho de la especie como resultado de la competencia es cuando una especie expande su nicho en respuesta a la eliminación de un competidor, llamado **liberación competitiva**. La liberación competitiva puede ocurrir cuando una especie invade una isla que está libre de competidores potenciales, se traslada a hábitats que nunca ocupó en el continente, y aumenta su abundancia. Tal expansión también puede ocurrir cuando una especie competidora es eliminada de una comunidad, permitiendo a las especies remanentes trasladarse a microhábitats que previamente no podían ocupar. Esto ocurrió con la distribución de espadañas a lo largo del gradiente de profundidad de agua presentado en la Figura 13.12. En ausencia de competencia por parte de *T. latifoli, T. angustifolia* pudo expandir su distribución a áreas sobre la línea de costa (expresadas como valores negativos de profundidad del agua).

Otro ejemplo de liberación competitiva proviene de las aguas del Océano Antártico. Se estima que hace una década, la cantidad de ballenas barbadas (miembros de las familias de ballenas Balaenidae, Balaenopteridae y Eschrichtiidae) que se alimentan en el Antártico durante el verano, ascendía a aproximadamente a 1 millón, con una biomasa de 43 millones de toneladas. Estas ballenas son filtradoras, se alimentan principalmente del krill del Antártico (pequeños camarones *Euphausiid*; véase la Figura 23.19) y consumen aproximadamente el 4 por ciento de su peso corporal por día. Hacia los años 30, la caza comercial de ballenas había reducido la población de ballenas aproximadamente a 340.000 individuos y actualmente la biomasa probablemente no exceda los 7 millones de toneladas o aproximadamente una sexta parte de la población inicial. Los aumentos documentados en la abundancia de depredadores dependientes del krill, como las focas y pingüinos, seguidos de una notable declinación en la población de ballenas barbadas han sido atribuidos a los efectos de la liberación competitiva, como resultado de la mayor disponibilidad de krill.

13.10 | La coexistencia de especies a menudo afecta al reparto de los recursos disponibles

Todos los vegetales terrestres necesitan luz, agua y nutrientes esenciales como el nitrógeno y el fósforo. En conse-

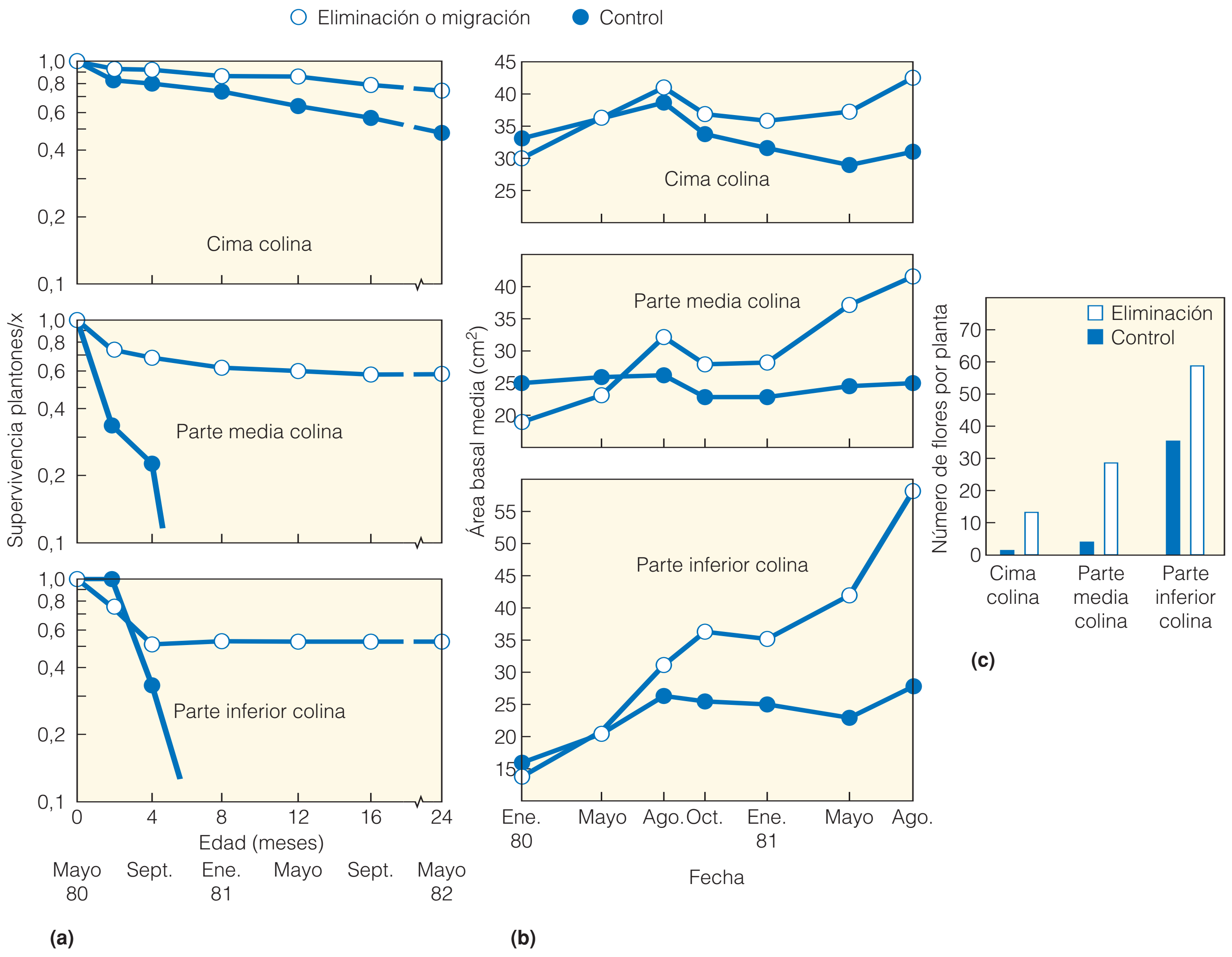


Figura 13.14 | Respuesta de las plantas *Stipa neomexicana* en tres hábitats diferentes (cima de la ladera, mitad de la ladera y parte baja de la ladera). Los resultados de las plantas con tratamiento (plantas vecinas eliminadas) y controles (vecinos *no* eliminados) se presentan para **(a)** supervivencia de plantones, **(b)** tasa de crecimiento media y **(c)** flores producidas por las plantas. Bajo condiciones naturales, la distribución de *Stipa* está restringida a los hábitats de la cima de la colina como resultado de la competencia de otras especies de gramíneas.
(Adaptado de Gurevitch 1986.)

cuencia, la competencia entre varias especies que se presentan al mismo tiempo debería ser común. Lo mismo debería ocurrir con la variedad de especies de aves que se alimentan de insectos que habitan la bóveda de un bosque, grandes mamíferos herbívoros que se alimentan en las praderas del Este de Africa, y especies de peces depredadores que hacen del arrecife de coral su hogar. ¿Cómo es posible que estas variedades de competidores potenciales puedan coexistir en la misma comunidad? El principio de exclusión competitiva presentado en el Apartado 13.4 sugiere que si dos especies tienen idénticas necesidades de recursos, entonces una especie desplazará a la otra. Pero ¿qué diferencias debe haber entre los usos de los recursos por parte de dos especies para que no se produzca la exclusión competitiva? (o, por el contrario, ¿hasta qué punto pueden ser parecidas las necesidades de recursos de dos especies y aún coexistir?).

Ya hemos visto en la variedad de ejemplos hasta ahora expuestos en el capítulo que, la coexistencia de competidores está asociada con cierto grado de «diferenciación de nichos», diferencias en el rango de los recursos utilizados o tolerancias ambientales. Las observaciones de especies similares que comparten el mismo hábitat sugieren que éstas coexisten debido a la repartición de los recursos disponibles. Los animales usan diferentes tipos y tamaños de alimento, se alimentan en diferentes momentos o se aprovisionan en diferentes áreas. Los vegetales necesitan diferentes proporciones de nutrientes o tienen diferentes tolerancias a la luz y a la sombra. Cada especie explota una parte de los recursos no disponibles para otros, lo cual origina diferencias entre especies que conviven que no se esperaría puramente por casualidad.

Los estudios de campo proporcionan muchos ejemplos del reparto aparente de recursos. En un ejemplo se afecta a tres especies de plantas anuales que crecen juntas en el suelo de una pradera abandonada 1 año antes justo después de arar. Cada planta explota una parte diferente del recurso del suelo (Figura 13.15). La cola de zorro amarilla (*Setaria faberii*) tiene un sistema radicular superficial y fibroso que aprovecha una parte variable de la humedad disponible en el suelo. Se recupera rápidamente de la sequía, toma rápidamente agua después de la lluvia y lleva a cabo una fotosíntesis de alta velocidad aún cuando está parcialmente marchita. El abutilon (*Abutilon theophrasti*) tiene una raíz central escasamente ramificada, que se extiende a profundidades intermedias, donde la humedad es adecuada durante la primera parte de la estación de crecimiento pero está menos disponible más tarde. La planta puede llevar a cabo la fotosíntesis con baja disponibilidad de agua (Apartado 6.10). La tercera especie, *Polygonum pensylvanicum* posee una raíz principal moderadamente ramificada en la capa superior del suelo y que se desarrolla generalmente a mayor profundidad que las raíces de las otras especies, donde tiene un continuo abastecimiento de humedad. La diferente respuesta de estas tres especies de plantas a la variación en la disponibilidad de agua puede observarse en los resultados del experimento de gradiente de agua presentado en la Figura 13.7.

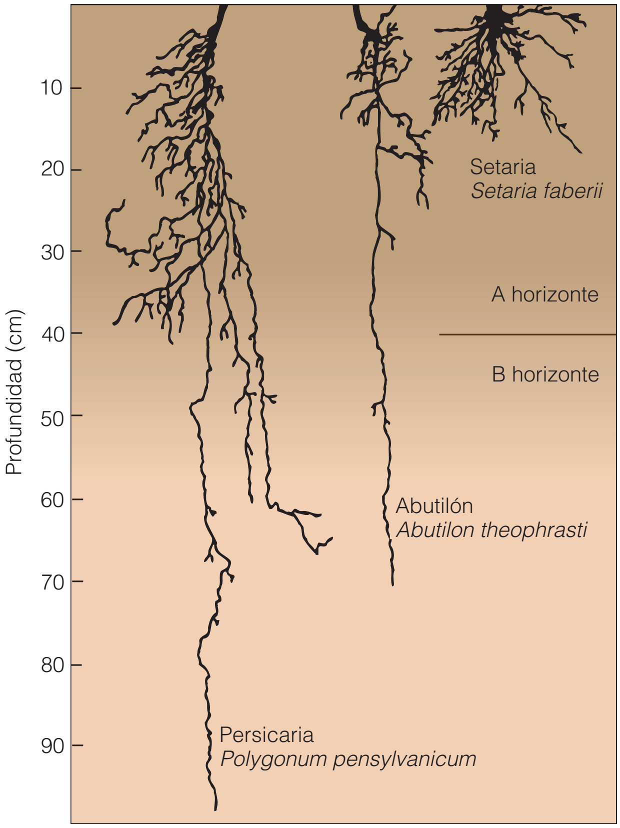
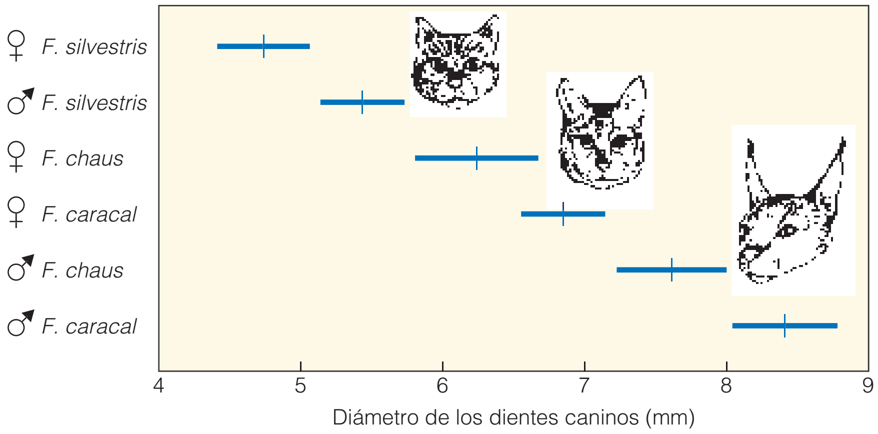


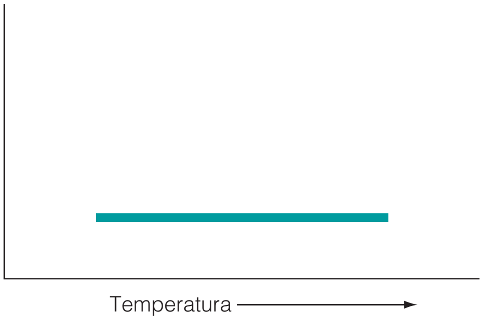
Figura 13.15 | Reparto vertical de los recursos del suelo de la pradera en diferentes niveles por parte de tres especies de vegetales anuales un año después de perturbaciones.

El aparente reparto de recursos también es común entre especies animales relacionadas que comparten el mismo hábitat y recurren a una base de recursos similar. Tamar Dayan, de la Universidad de Tel Aviv, examinó el posible reparto de recursos en un grupo de especies coexistentes de gatos salvajes que habitan en Medio Oriente. Dayan y sus colegas examinaron las diferencias entre especies en el tamaño de sus caninos, que son cruciales en la forma en la cual los gatos capturan y matan a sus presas. Los gatos utilizan los caninos para matar a su presa, de manera que existe una relación general entre el tamaño del canino y la especie de presa seleccionada. Dayan encontró claras evidencias de las diferencias sistemáticas en el tamaño de estos dientes, tanto en individuos machos como hembras dentro de cada especie (dimorfismo sexual; véase el Capítulo 8) y entre tres especies de gatos coexistentes (Figura 13.16). El patrón observado sugiere una regularidad excepcional en espaciamiento de las especies a lo largo del eje definido por el tamaño promedio del canino (eje x de la Figura 13.16). Dayan y sus colegas supusieron que la competencia intra e interpespecífica por el alimento había dado como resultado la selección natural que favoreció las diferencias observadas, reduciendo por lo tanto el solapamiento de los tipos y tamaños de presas que capturaban.

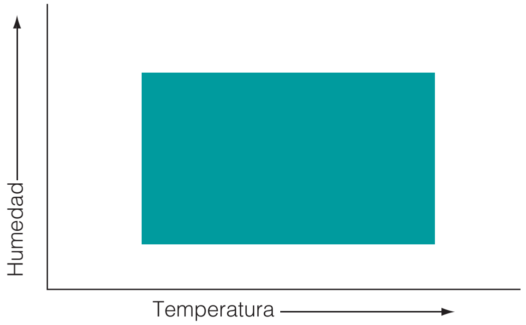
Comprender la relación entre patrones de uso de recursos y la coexistencia de especies es más complicado por que el nicho de las especies comprende una amplia variedad de recursos y otros factores ambientales. Para simplificar, a menudo presentamos el nicho como unidimensional (como en la Figura 13.13). En realidad el nicho de una especie incluye muchos tipos de recursos (como el alimento, un lugar para alimentarse, refugio, espacio, etc.), así como una amplia variedad de factores ambientales independientes de los recursos que influyen directamente en el rendimiento fisiológico y en la aptitud física (como la temperatura, la humedad relativa, la salinidad, etc.). El limnólogo G. E. Hutchinson propuso la idea de que el nicho es una respuesta multidimensional llamada un *hipervolumen*, donde cada eje se define con una variable que se relaciona con la necesidad del recurso específico o factor ambiental que es esencial para la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de las especies. Podemos comenzar a visualizar un nicho multidimensional creando uno tridimensional. Considere tres variables relacionadas con nichos para un organismo hipotético: temperatura, humedad y tamaño del alimento (Figura 13.17).

Figura 13.16 | Tamaño (diámetro) de los dientes caninos de especies de gatos pequeños que cohabitan en Israel. Observe el patrón regular de las diferencias en el tamaño entre diferentes especies. El tamaño se relaciona con el tamaño de la presa seleccionada por las diferentes especies. (Adaptado de Dayan et al. 1990.)

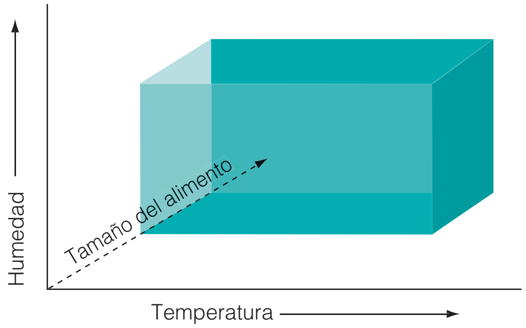




(a) Una dimensión



(b) Dos dimensiones



(c) Tres dimensiones

Figura 13.17 | Una ilustración de la dimensión del nicho. Considere tres variables que componen el nicho de la especie: temperatura, humedad y tamaño del alimento. **(a)** Un nicho unidimensional que implica solamente la temperatura. **(b)** Se ha agregado una segunda dimensión, la humedad. Incluido en ese espacio tenemos un nicho bidimensional. **(c)** Al agregarle una tercera dimensión, el tamaño del alimento e incluyendo los tres se produce un espacio de nicho tridimensional o volumen. La cuarta variable crearía un hipervolumen.

Rara vez dos o más especies poseen exactamente la misma combinación de necesidades. Las especies pueden solaparse en una dimensión del nicho (como el tamaño de los insectos seleccionados como presa) pero no en otro (como la altura de aprovisionamiento en la vegetación). La interacción competitiva total puede ser menos de la sugerida por el solapamiento de nichos en un gradiente sólo (Figura 13.18).

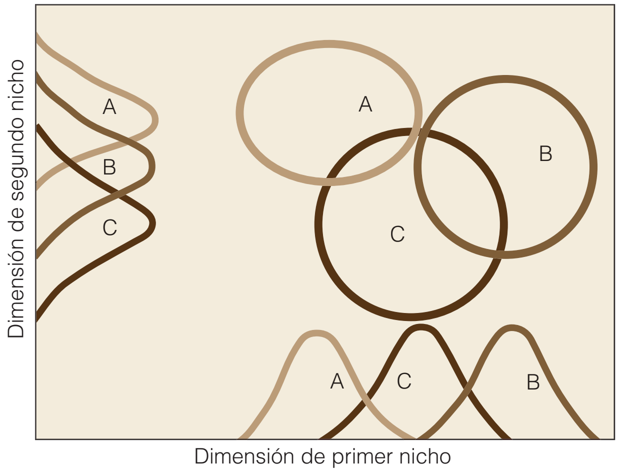


Figura 13.18 | Relaciones de nichos basadas en dos gradientes ambientales. Las tres especies (A, B y C) muestran un considerable solapamiento de un gradiente y poco o nada en el otro. Cuando sumamos las dimensiones de los nichos (en los círculos), encontramos que el solapamiento de nichos se redujo considerablemente. (Adaptado de Pianka 1878.)

13.11 | La competencia puede influir sobre la selección natural

Los patrones de reparto de recursos tratados en el apartado previo tienen el efecto de reducir la competencia entre especies coincidentes. Al dividir el recurso, cada especie reduce la competencia directa con las otras. El reparto de recursos es el resultado de adaptaciones fisiológicas, morfológicas o conductuales específicas (véase el Capítulo 2) que permiten a los individuos tener acceso a recursos esenciales y por lo tanto influyen sobre su adaptación al medio. Debido a que estas diferencias también funcionan para reducir la competencia entre especies no coincidentes, a menudo son consideradas un resultado de la competencia interespecífica del pasado. La competencia es el corazón de la teoría de Darwin sobre la selección natural (véase el Apartado 2.1). Las características que permiten a un organismo reducir la competencia funcionarán para mejorar su adaptación al medio influyendo en consecuencia sobre la evolución de características relacionadas con la adquisición de recursos.

Considere dos especies de aves que se alimentan de semillas. El patrón de selección de semillas de ambas especies (A y B) puede expresarse como una curva en forma de campana en un grafico con el tamaño de las semillas en el eje *x* y la proporción de la dieta total en el eje *y* (Figura 13.19). Cuando dos especies muestran un considerable solapamiento en el tamaño de las semillas seleccionadas, existe el potencial para la competencia. Si suponemos que la competencia interespecífica reduce la adaptación al medio de los individuos de ambas especies, en teoría, esos individuos que seleccionan semillas de las colas de las distribuciones donde el solapamiento es mínimo encontrarán menos competencia y mejorarán su adaptación al medio. La variedad de semillas seleccionadas por un individuo está limitada al tamaño y forma del pico. Si la competencia entre las dos especies favorece la selección de las semillas más pequeñas (especie A) y más grandes (especie B), la selección natural favorecerá a aquellos individuos de la población con pequeños picos mientras favorece a aquellos individuos con picos más grandes de la población B. Finalmente, las dos especies divergirán en la variedad de tamaños del pico y en el tamaño de las semillas seleccionadas para la comida. La competencia interespecífica directa se reducirá, promoviendo la coexistencia de las dos especies.

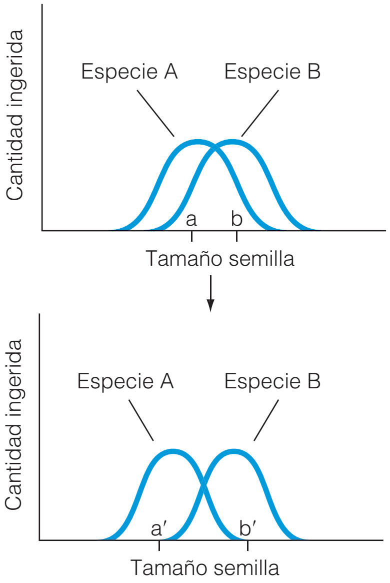


Figura 13.19 | La competencia que surge por las semillas de tamaño intermedio puede dar como resultado el cambio en la dieta de las dos especies para reducir la superposición en el rango de tamaños de semillas elegidas como alimento.

Aunque el escenario descrito arriba concuerda con los patrones de reparto de recursos observado en la naturaleza (tal como el ejemplo de las diferencias en los dientes caninos presentado en la Figura 13.16), es difícil de demostrar. Las diferencias entre especies pueden relacionarse con la adaptación para la aptitud de explotar cierto ambiente o rango de recursos independientes de la competencia. Las diferencias entre especies ha evolucionado durante un largo período de tiempo del que tenemos poca información acerca de los recursos y competidores potenciales que puedan haber influido en la selección natural, lo cual condujo a Joseph Connell, un ecólogo de la Universidad de California en Santa Barbara, a referirse a esta teoría como los «fantasmas del pasado de la competencia». Algunas de las evidencias más firmes que sustentan esta teoría provienen de estudios que examinan las diferencias en las características de (sub)poblaciones de una especie que enfrenta diferentes ambientes competitivos. Uno de los mejores ejemplos comprende dos de los pinzones de Darwin de las islas Galápagos, el pinzón mediano del suelo *Geospiza fortis* y el pinzón pequeño de tierra *G. fuliginosa*, ambos se alimentan de una selección superpuesta de tamaños de semillas. El pinzón mediano del suelo es alopátrico (vive aislado) en la isla de Daphne Major y el pinzón pequeño de tierra es alopátrico en Los Hermanos. Las poblaciones de cada una de estas dos islas poseen tamaños de picos similares pero superpuestos (Figura 13.20). En la isla de Santa Cruz, donde las dos especies son simpátricas (viven juntas), el tamaño del pico (medido en función de su profundidad) del pinzón mediano del suelo es mucho más largo que el de los pinzones de Daphne Major, y el tamaño del pico del pinzón pequeño de tierra es significativamente más pequeño que el de los pinzones de la isla de Los Hermanos. Frente a la competencia por el alimento, la selección favoreció a los pinzones medianos del suelo con un tamaño de pico largo que podría efectivamente explotar las semillas más grandes mientras favorece a los pinzones pequeños de tierra que

Cuestiones de ecología | *Ofreciendo una ventaja competitiva: el control de las malas hierbas en la agricultura*

Malas hierbas es un término general para describir a las plantas que crecen de forma no deseada en cualquier lugar y desde que comenzó a utilizarse la agricultura hace unos 10.000 a 15.000 años, los seres humanos han mantenido una batalla constante contra las especies vegetales no deseadas que invaden los jardines y los campos agrícolas. Muchos documentos antiguos, incluyendo el Viejo Testamento (Jonás 2:5, Génesis 3:18) y el Nuevo (Mateo 13:24-30) de la Biblia, hablan de seres humanos luchando contra las malas hierbas en sus cultivos. A diferencia de las pestes de los insectos, que consumen y dañan los cultivos, el impacto de las malas hierbas sobre las especies de cultivo se produce por la competencia por el espacio, la luz y los nutrientes, reduciendo de esta forma la producción. No hay dudas que las primeras herramientas utilizadas para combatir a estos competidores fueron las manos, tirando de las plantas no deseadas de entre aquellas que habían sido plantadas, pero los arqueólogos han encontrado azadas primitivas de madera utilizadas para el control de las malas hierbas que datan del 6000 a.C.

Las malas hierbas más persistentes y abundantes son aquellas especies vegetales que se dispersan fácilmente, permitiendo colonizar sitios recientemente perturbados. A menudo, permanecen en el suelo en forma de semilla durante mucho tiempo, respondiendo rápidamente a las condiciones que favorecen la germinación y el crecimiento (véase el Apartado 8.13). Cuando los campos se han limpiado y labrado para la plantación, estas especies vegetales se establecen rápidamente y sus tasas, típicamente altas, de crecimiento les permiten superar a las plantas de cultivos en desarrollo en el uso de los recursos esenciales. Como resultado, se requiere el control de malas hierbas para mantener y maximizar la productividad agrícola. Se estima que en los Estados Unidos las pérdidas de cultivos por malas hierbas asciende aproximadamente a 6 millones de dólares por año y con respecto a la producción, las pérdidas debidas a las malas hierbas en los cultivos más importantes de los Estados Unidos, como el maíz, el trigo, el arroz y la soja, se estiman entre un 11 por ciento y un 21 por ciento de la producción alcanzable. En ausencia del control de malas hierbas, se estima que las pérdidas de cultivos en los Estados Unidos ascenderían a 19,6 millardos de dólares. Estas cifras no incluyen la pérdida de productividad encontrada en la producción ganadera debido a malas hierbas invasoras, los costes del control de malas hierbas en los ecosistemas naturales (vías fluviales, tierras ganaderas y bosques), áreas recreativas o paisajes urbanos y residenciales.

Desde los comienzos del desarrollo de la agricultura, los métodos para controlar las malas hierbas han mejorado, haciendo más eficiente la producción de cultivos. Se han invertido miles de millones de dólares en investigación y se dispone de una variedad de métodos para controlar las malas hierbas, que incluyen medios mecánicos, químicos y biológicos.

El control mecánico de malas hierbas en un cultivo es una de las prácticas agrícolas más antiguas. El objetivo del control mecánico de malas hierbas es limitar la competencia arrancándolas, separando el tallo verde y las hojas del sistema radicular, o la total destrucción de la mala hierba. Sin embargo, las personas comprendieron que simplemente tirando de las malas hierbas de alrededor de las plantas con la mano lleva mucho tiempo y destruye las raíces de las plantas cultivadas. Cuando los granjeros aprendieron a cultivar plantas en largas hileras, se inventaron azadas y arados para cortar, arrancar y tapar las malas hierbas. Al principio, el arado fue tirado por personas o por animales pero fueron rápidamente reemplazados por tractores tras el desarrollo del motor a vapor. Este método fue utilizado en los Estados Unidos hasta los años 60, cuando se desarrollaron los herbicidas químicos.

Los productos químicos para el control de malas hierbas son herbicidas orgánicos, muchos de ellos tóxicos. Se dividen en tres clases, según los efectos que provocan en las plantas. Los herbicidas por contacto, como la atracina,

se alimentan de las semillas más pequeñas. El resultado de esta competencia fue un cambio en los nichos de alimentación. Cuando el cambio tiene lugar en las características de la morfología de las especies, conducta, o fisiología se dice que ha habido un **desplazamiento de caracteres.**

13.12 | La competencia es una interacción compleja que comprende factores bióticos y abióticos

La demostración de la competencia interespecífica en «frascos» de laboratorio o en el invernadero es una cosa y la matan el follaje por interferencia con la fotosíntesis. Los herbicidas sistémicos, son absorbidos por las plantas, como el 2,4-D y el 2,4,5-T, y sobreestimulan el crecimiento hormonal. Las plantas crecen más rápido de lo que éstas pueden obtener los nutrientes necesarios y mueren. Los esterilizantes del suelo matan a los microorganismos necesarios para que crezcan ciertas plantas.

Aunque los herbicidas químicos son una parte integrante de la producción de alimentos moderna, han tenido un significativo coste para la sociedad y el ambiente asociado con el uso extendido de estos químicos. La Agencia de Protección Ambiental (EPA) de EE. UU. estima que en 1997 solamente, se usaron más de 568 millones de libras de herbicidas y reguladores del crecimiento de las plantas en los Estados Unidos, de los cuales más del 80 por ciento se usaron en la producción de cultivos agrícolas. Este valor ha permanecido bastante estable durante los últimos 20 años, mientras que el uso en el hogar y el jardín ha aumentado casi un 50 por ciento durante el mismo período. Además de la influencia del uso de herbicidas sobre algunas especies de plantas nativas, que no eran el objetivo, en ambientes terrestres adyacentes, el desagüe de las tierras agrícolas transporta los herbicidas a los ecosistemas acuáticos adyacentes, afectando tanto a las plantas acuáticas nativas como a la calidad general del agua. Aunque los efectos sobre la salud humana asociados con la exposición crónica a herbicidas de bajo nivel aún no se han comprendido totalmente, un creciente cuerpo de evidencia científica sugiere que la exposición ambiental a diferentes clases de herbicidas puede tener variados efectos adversos sobre la salud.

Una de las alternativas a el control químico de las malas hierbas es el control biológico, usando patógenos de plantas. El control biológico es el uso de los enemigos naturales (depredadores, parásitos y patógenos) para reducir la población de plagas y sus efectos negativos. Los bioherbicidas incluyen microorganismos (bacterias, virus y hongos) y ciertos insectos que pueden tener como objetivo malas hierbas muy específicas. El beneficio de usar bioherbicidas es que pueden sobrevivir en el ambiente el tiempo suficiente para la siguiente estación de crecimiento. Además, comparado con los herbicidas químicos convencionales, son menos nocivos para el ambiente debido a que normalmente no afectan a las especies vegetales que no son sus blancos. Los bioherbicidas tienen un gran potencial como productos de control de malas hierbas, y son económica y ambientalmente seguros, pero como con cualquier tecnología nueva, el optimismo debe combinarse con la precaución. Según se ha visto con la presentación de otros organismos de control biológico, pueden presentarse consecuencias imprevistas.

Indudablemente, la búsqueda de medios más seguros y económicos para el control de malas hierbas conducirá a una nueva generación de tecnologías aún inimaginables para colaborar con nosotros en nuestra interminable tarea de inclinar la competencia a favor de aquellas especies vegetales de las que dependemos como alimento.●

1. ¿Las modernas prácticas agrícolas, tales como el uso de irrigación y fertilizantes químicos, crean un ambiente más favorable para el crecimiento de las plantas en los campos agrícolas en comparación con los ambientes naturales circundantes. ¿Cómo cree que podrían influir estas prácticas en la colonización de campos por parte de especies de malas hierbas y la naturaleza de la competencia con especies de cultivo una vez que se han establecido las malas hierbas?
2. Las especies de cultivo modernas, como el maíz y el trigo, se han modificado mucho desde sus especies ancestrales. En la historia de la domesticación del maíz presentada en el recuadro de Cuestiones de ecología del Capítulo 8, ¿Cómo podrían haber influido los cambios que ocurrieron entre Teosinte (la planta ancestral) y el maíz moderno en su aptitud para competir con éxito con las especies de plantas nativas (malas hierbas)?

demostración de la competencia bajo las condiciones naturales en el campo es otra. En el campo, (1) se tiene poco control sobre el ambiente, (2) hay dificultades para saber si las poblaciones están en su capacidad de carga o por debajo de ésta y (3) se carece del conocimiento completo de las necesidades del ciclo vital o de las diferencias sutiles entre las especies.

En los anteriores apartados, revisamos una variedad de estudios que examinaban el rol de la competencia en el campo. Quizá los más comunes son experimentos de desplazamiento, en el cual se elimina uno de los competidores potenciales y se estudia la respuesta del resto de las especies. Aunque estos experimentos podrían parecer directos,

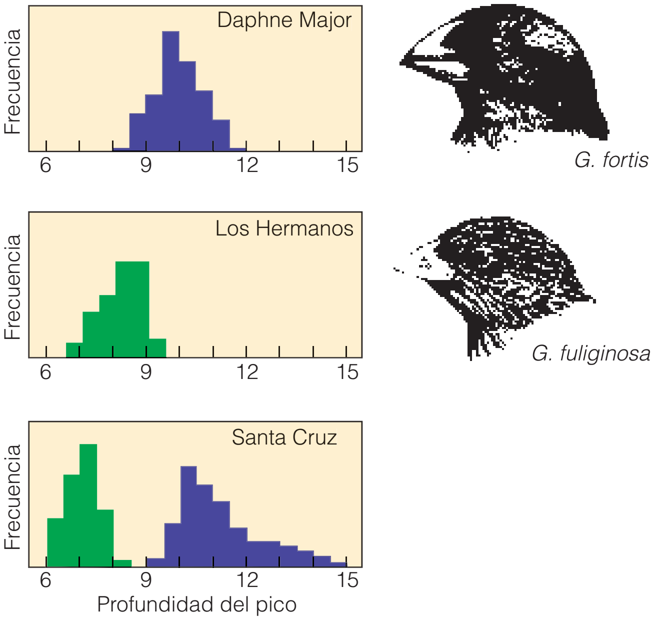


Figura 13.20 | Desplazamiento de carácter en el tamaño del pico de poblaciones de pinzones de las Galápagos. Ambas especies coexisten en la isla de Santa Cruz, mientras que solamente se encuentra *G. fortis* en la isla de Daphne Major y *G. guligionsa* en la isla de Los Hermanos. (Adaptado de Grant 1986.)

y mostrar de forma clara las influencias competitivas, la eliminación de individuos puede tener efectos directos e indirectos sobre el ambiente que no son previstos o comprendidos por los investigadores y que pueden influir en la respuesta de las especies restantes. Por ejemplo, la eliminación de plantas (vecinas) de una localidad puede aumentar la luz que alcanza la superficie del suelo, temperaturas del suelo y evaporación. El resultado puede ser una reducción en la humedad del suelo y un aumento de las tasas de descomposición, lo cual influye en la abundancia de recursos subterráneos. A veces, los «efectos ocultos del tratamiento» pueden entorpecer la interpretación de los resultados experimentales.

Como hemos visto en los anteriores apartados, la competencia es una interacción compleja entre dos especies que rara vez afecta a un único recurso limitante (véase Cuestiones de ecología: Ofreciendo una ventaja competitiva: el control de las malas hierbas en la agricultura, pág. 278). La naturaleza de la interacción entre especies comprende una variedad de factores ambientales que influye directamente en la supervivencia, crecimiento y reproducción; factores que varían en el tiempo y el espacio. El resultado de la competencia entre dos especies por un recurso específico bajo un conjunto de condiciones ambientales (temperatura, salinidad, pH, etc.) puede diferir marcadamente del resultado bajo un conjunto diferente de condiciones ambientales. Como veremos en los próximos capítulos, la competencia es solamente de variedad de interacciones que ocurren entre especies, interacciones que en última instancia influyen en la dinámica de las poblaciones y en la estructura de las comunidades.

Resumen

Competencia interespecífica (13.1)

En la competencia interespecífica, los individuos de dos o más especies comparten un recurso en abastecimientos insuficientes, reduciendo así el estado físico de las dos. Como con la competencia intraespecífica, la competencia entre especies puede llevar a la explotación o la interferencia. Seis tipos diferentes de interacciones son suficientes para responder de la mayoría de las instancias de la competencia interespecífica: (1) consumo, (2) prevención, (3) superposición, (4) interacción química, (5) territorial y (6) encuentro.

Modelos de competencia (13.2)

Las ecuaciones de Lotka-Volterra describen cuatro resultados posibles de la competencia interespecífica. La especie 1 puede ganar a la especie 2; la especie 2 puede ganar a la especie 1. Ambos resultados representan la exclusión competitiva. Los otros dos resultados implican coexistencia. Una es el equilibrio inestable, en la cual la especie que era más abundante al comienzo generalmente es la que gana. Otro resultado final posible es el equilibrio estable, en el cual dos especies coexisten pero con un nivel de población inferior que si cada una existiera en ausencia de la otra.

Pruebas experimentales (13.3)

Los experimentos en laboratorio con interacciones entre especies sustentan el modelo Lotka-Volterra.

Exclusión competitiva (13.4)

Los resultados de los experimentos condujeron a la formulación del principio de exclusión competitiva, dos especies con exactamente las mismas necesidades ecológicas no pueden coexistir.

Este principio ha estimulado una visión crítica de las relaciones competitivas fuera del laboratorio, especialmente en relación a cómo coexisten las especies y como se reparten los recursos.

Factores independientes de los recursos (13.5)

Los factores ambientales como la temperatura, el pH del suelo o del agua, la humedad relativa y la salinidad son características del ambiente que influyen directamente en los procesos fisiológicos relacionados con el crecimiento y la reproducción pero que no son recursos consumibles por los cuales compitan las especies. Por influencia diferencial de las especies dentro de una comunidad, estos factores independientes de los recursos pueden influir en el resultado de la competencia.

Variabilidad ambiental (13.6)

La variabilidad ambiental puede dar a cada especie una ventaja temporal, permitiendo la coexistencia de los competidores, donde bajo condiciones constantes uno podría excluir a otro.

Factores múltiples (13.7)

En muchos casos, la competencia entre especies implica múltiples recursos y, a menudo, la competencia por uno influye en la aptitud de un organismo para acceder a otros recursos.

Gradientes ambientales (13.8)

Mientras cambian las condiciones ambientales, también pueden hacerlo la aptitud competitiva relativa de las especies. Los cambios en la aptitud competitiva pueden dar como resultado desde cambios en las capacidades de carga relacionadas a una base de recursos variables o desde cambios en el ambiente físico que interactúan con la disponibilidad de los productos. Los gradientes ambientales naturales a menudo implican la comparación de factores múltiples, tanto factores que son recursos como otros independientes de éstos, como la salinidad, la temperatura y la profundidad del agua.

Nicho (13.9)

El nicho es el rol funcional de un organismo en la comunidad. El rol podría estar limitado por la competencia interespecífica. En ausencia de interacciones con otras especies, un organismo ocupa su nicho fundamental. En presencia de competencia interespecífica, el nicho fundamental se limita a un nicho efectivo, que son las condiciones bajo las cuales un organismo realmente existe. Cuando dos organismos diferentes usan una parte del mismo recurso, como el alimento, sus nichos se solapan. El solapamiento puede o no indicar interacción competitiva. Una especie comprime o cambia su nicho cuando la competencia le obliga a restringir su tipo de alimento o hábitat. En ciertos casos, el nicho efectivo, puede no responder al conjunto de condiciones que son óptimas para las especies. En ausencia de competencia, las especies experimentan liberación competitiva, expandiendo su nicho en consecuencia.

Reparto de recursos (13.10)

Muchas especies que comparten el mismo hábitat coexisten al hacer un reparto de los recursos disponibles. Cuando cada especie explota una parte de los recursos no disponibles a otros, la competencia se reduce.

Competencia interespecífica y selección natural (13.11)

La competencia interespecífica puede reducir la aptitud física de los individuos. Si ciertos fenotipos dentro de la población funcionan para reducir la competencia con individuos de otras especies, aquellos individuos encontrarán una competencia menor y tendrán un mejor estado físico. El resultado es un cambio en la distribución de los fenotipos (características) dentro de la población(es) competitiva.

Complejidad de la competencia (13.12)

La competencia es una interacción compleja entre dos especies que rara vez afecta a un único recurso limitante. La competencia comprende una variedad de factores ambientales que influyen directamente sobre la supervivencia, el crecimiento y la reproducción, factores que varían en tiempo y espacio.

Preguntas de estudio

1. ¿Qué condición(es) debe(n) establecerse antes de que un investigador pueda determinar definitivamente que dos especies compiten por un recurso? ¿El hecho de que dos especies se superpongan en la utilización de un recurso es condición suficiente para determinar que ha ocurrido una competencia interespecífica?
2. En el análisis del modelo de Lotka-Volterra de competencia interespecífica del Apartado 13.2, se identificaron cuatro resultados de competencia entre dos especies. En tres de los casos, una especie supera a la otra, llevando su población a cero. En el cuarto caso, las dos especies coexisten. ¿Qué condición es necesaria para que ocurra esto?
3. Los factores ambientales como la temperatura y la salinidad son recursos no consumibles, pero las especies que ocupan el mismo hábitat a menudo pueden tener diferentes respuestas a estos factores. ¿Cómo podrían influir, factores ambientales tales como temperatura y salinidad, en el resultado de la competencia entre dos especies que ocupan el mismo hábitat?
4. La Figura 13.19 presenta un caso hipotético en el cual dos especies se solapan en su uso de los recursos alimenticios (semillas). Supongamos que como resultado de la competencia interespecífica, las dos especies no pueden coexistir en el mismo hábitat (la especie A gana). Ahora supongamos que la distribución de tamaños de semillas en su hábitat cambia de un año a otro dependiendo de las lluvias y que el promedio del tamaño de las semillas varía de A a B (Figura 13.19). ¿Cuánto podría influir esta variación temporal de los recursos en el resultado de la competencia entre las dos especies?

5. En los resultados del experimento conducido por Austin y sus colegas en las Figuras 13.8 y 13.9, las aptitudes competitivas relativas de las tres especies de cardos dominantes cambia bajo diferentes disponibilidades de nutrientes. En base a la discusión de adaptaciones de los vegetales a la disponibilidad de nutrientes del Capítulo 6 (véase el Apartado 6.12), ¿cómo cree que estas tres especies podrían diferir (morfología, tasas máximas de fotosíntesis, etc.)?
6. El reparto de recursos como resultado de la selección natural es a menudo interpretado como la causa de las diferencias observadas en las características de especies muy relacionadas que ocupan el misma área, como por ejemplo de los gatos en la Figura 13.16 o de los pinzones de las Galápagos en la Figura 13.20. ¿Qué otros factores no relacionados con la competencia podrían responder a las diferencias observadas? Piense en las posibles diferencias en el uso de hábitats dentro del área.
7. ¿Cuáles son las diferencias de cambio de nicho y desplazamiento de carácter? ¿Cuál de estos dos conceptos describe mejor el ejemplo de los pinzones de las Galápagos en la Figura 13.20? ¿Por qué?

Bibliografía adicional

Bazzaz, F. A. 1996. Plants in changing environments: Linking physiological, population, and community ecology. New York: *Cambridge Univ. Press.*

Este texto proporciona una excelente descripción general de la competencia entre poblaciones vegetales y relaciona las características de las especies y las interacciones competitivas. También ilustra la naturaleza cambiante de las interacciones competitivas del mismo modo que cambian las condiciones ambientales en tiempo y espacio.

Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *American Naturalist* 122:661-96.

En este artículo se presenta un análisis de experimentos de campo en los cuales se ha examinado el rol de la competencia.

Grace, J. B., y D. Tilman. 1990. Perspectives on plant competition. San Diego: *Academic Press.*

Excelente análisis del concepto de competencia en las comunidades vegetales. Proporciona una gran cantidad de ejemplos ilustrados de experimentos de laboratorio, de invernadero y de campo.

Gurevitch, J. L., L. Murrow, A. Wallace, and J. J. Walch. 1992. Meta-analysis of competition in field experiments. *American Naturalist* 140:539-72.

Actualización del artículo de Connell indicado arriba.

Keddy, P. 1989. Competition. London: *Chapman and Hall.*

Análisis notable de desarrollos teóricos en el área de la competencia. También provee de una amplia variedad de análisis de investigaciones experimentales destinadas a examinar la importancia de la competencia en las comunidades ecológicas en estructuración.

Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122:240-85.

Artículo que acompaña al de Connell indicado arriba.

Werner, E. E., and J. D. Hall. 1976. Niche shifts in sunfishes: Experimental evidence and significance. *Science* 191:404-6.

Trabajo clásico en el área de la influencia de la competencia en el nicho de la especie.

Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist* 65:590-7.

Este artículo trata de la influencia de la variación temporal de las condiciones ambientales sobre el resultado de la competencia. Este artículo brinda una comparación con los artículos de Connell y Schoener indicados arriba.

Capítulo 14 | Depredación

14.1 La depredación puede expresarse de diversas formas
14.2 El modelo matemático describe las bases de la depredación
14.3 El modelo propone la regulación mutua de la población
14.4 Las respuestas funcionales relacionan el consumo de la presa con su densidad
14.5 Los depredadores responden numéricamente a la densidad variable de las presas
14.6 El aprovisionamiento implica decisiones basadas en la distribución del tiempo y de la energía
14.7 Las especies en busca de alimento seleccionan las áreas más productivas
14.8 Los riesgos de la depredación pueden influir en las conductas de aprovisionamiento
14.9 La coevolución es posible entre el depredador y su presa
14.10 Los animales presa han desarrollado defensas contra los depredadores
14.11 Los depredadores han desarrollado tácticas de caza eficaces
14.12 Las presas de los herbívoros son las plantas
14.13 Las plantas se defienden de los herbívoros
14.14 Las plantas, los herbívoros y los carnívoros interactúan entre ellos
14.15 Los depredadores influyen en la dinámica de las presas a través de efectos letales y no letales

Cuando el poeta Alfred Lord Tennyson escribió *La naturaleza, roja en diente y garra*, no hubo duda alguna de que buscaba evocar imágenes salvajes de la depredación. Aunque el término *depredador* trae a la mente imágenes de leones en las sabanas del África o el gran tiburón blanco navegando por las costas, la **depredación** se define de modo más general como el consumo de todo o parte de un organismo viviente por otro. Aunque todos los organismos heterótrofos obtienen su energía del consumo de materia orgánica, los depredadores pueden clasificarse en cazadores, carroñeros y descomponedores (véase el Capítulo 21) ya que los primeros se alimentan de organismos vivos. Es por ello que funcionan como agentes de la mortalidad con el potencial para regular las poblaciones de presas. Asimismo, por ser el recurso alimenticio, las poblaciones de presas tienen el potencial de influir en la población del depredador. Estas interacciones entre especies de depredadores y presas pueden tener consecuencias en la estructura de las comunidades, cumplen su función como agentes de la selección natural y también influyen en la evolución tanto del depredador como de la presa.

14.1 | La depredación puede expresarse de diversas formas

La mayoría de nosotros asociamos la depredación a un halcón que caza un ratón o a un lobo que mata a un ciervo, es decir, a un tipo de depredación denominada **carnivorismo**. Esta es una visión limitada. Una mosca que pone sus huevos en una oruga para que se desarrollen allí a expensas de su víctima constituye una forma de depredación denominada **parasitoidismo**. El parasitoide ataca a su hospedador (la presa) de manera indirecta al depositar sus huevos en su cuerpo. Cuando los huevos se incuban, la larva se alimenta del hospedador, matándolo lentamente. En el **parasitismo**, también, el depredador vive en o dentro del hospedador (véase el Capítulo 16). El parásito se alimenta en su hospedador pero rara vez lo mata en el acto (lo cual, en efecto, destruiría tanto su hábitat como su alimento). Un ciervo que se alimenta de matas y hierbas y un ratón que come una semilla están practicando un tipo de depredación llamado **herbivorismo**. El consumo de semillas es depredación directa porque se mata una planta en estado embrionario. Pastar de plantas sin matarlas puede considerarse una forma de parasitismo. Cuando se elimina la planta en el acto, los pastadores se convierten en depredadores de plantas. Una forma especial de depredación es el **canibalismo**, en la cual el depredador y su presa son de la misma especie.

La depredación es más que una transferencia de energía. Es una interacción directa y, a menudo, compleja de dos o más especies: la que devora y la que es devorada. Como fuente de mortalidad, la población del depredador tiene potencial para reducir, y hasta regular, el crecimiento de las poblaciones de sus presas. A su vez, como recurso esencial, la disponibilidad de la presa puede funcionar para regular la población del depredador. Comenzaremos nuestro estudio con la exploración de esta relación entre el cazador y el que es cazado utilizando un modelo matemático para definir la conexión entre las poblaciones de depredadores y presas. Luego examinaremos la amplia variedad de temas y cuestiones que surgen de esta simple abstracción matemática de las interacciones depredador-presa.

14.2 | El modelo matemático describe las bases de la depredación

En la década de 1920, Lotka y Volterra centraron su atención en la competencia (véase el Apartado 13.2) y en los efectos de la depredación en el crecimiento de una población. De manera independiente, ambos propusieron afirmaciones matemáticas para expresar las relaciones entre las poblaciones de depredadores y presas. Proporcionaron una ecuación para las poblaciones de presas y otra para las poblaciones de depredadores.

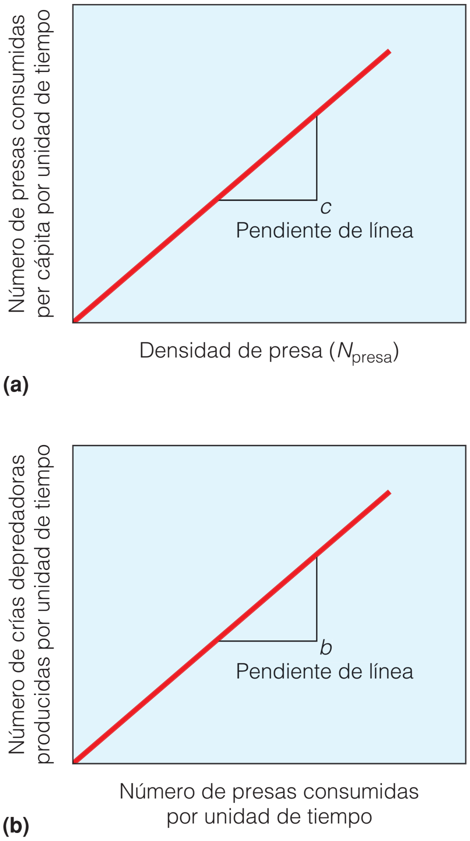


Figura 14.1 | **(a)** Relación entre la población de la presa (eje *x*) y la tasa de consumo de depredación per capita (eje *y*). La pendiente de la relación ($\Delta y/\Delta x$), definido como *c*, representa la «eficiencia de la depredación.» **(b)** Relación entre el número de presa consumida (eje *x*) y el número de crías de depredador producidas (eje *y*). La pendiente de la relación, b, representa la eficiencia en la cual el alimento se convierte en crecimiento de la población (reproducción).

La ecuación del crecimiento de la población de las presas consta de dos componentes: el modelo exponencial de crecimiento de la población presentado en el Capítulo 10 ($dN / dt = rN$) y un factor de mortalidad que representa la eliminación de la presa en su población por el depredador. Se estima que el ritmo al que los depredadores consumen a su presa se incrementa de manera lineal con el número de presas (Figura 14.1a) y puede por lo tanto representarse como cN_{presa}, donde *c* representa la eficiencia de la depredación, definida por la pendiente de la relación, que se muestra en la Figura 14.1a. La tasa total de depredación (número de presas capturadas por unidad de tiempo) será el producto de la tasa de consumo per capita (cN_{presa}) y el número de depredadores ($N_{depredador}$), o $cN_{presa}N_{depredador}$. Esto representa una fuente de mortalidad para la población de presas y debe ser restado del incremento de la tasa de población representado por el modelo exponencial de crecimiento. La ecuación resultante que representa la tasa de cambio en la población de la presa (dN_{presa}/dt) es:

$$\frac{dN_{\text{presa}}}{dt} = rN_{\text{presa}} - cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}}$$

La ecuación para la población del depredador consiste en un término que representa la tasa de natalidad y un segundo término que representa la tasa de mortalidad del depredador. Véase QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para trabajar con ecuaciones diferenciales. La tasa de natalidad se estima en función de la cantidad de alimento consumido que se incrementa de manera lineal con la tasa a la que la presa es capturada y consumida, $cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}}$ (Figura 14.1b). La tasa de natalidad es por consiguiente el producto de b, la eficacia con la cual el alimento se convierte en crecimiento de la población (reproducción), lo que está definido por la pendiente de la relación que se muestra en la Figura 14.1b y la tasa de depredación ($cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}}$) o $b(cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}})$.

La tasa de mortalidad del depredador se estima que es una proporción constante de la población del depredador y está, por lo tanto, representada como $dN_{\text{depredador}}$, en el que d es la probabilidad de mortalidad. La ecuación resultante que representa la tasa de cambio en la población del depredador es:

$$\frac{dN_{\text{depredador}}}{dt} = b(cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}}) - dN_{\text{depredador}}$$

Las ecuaciones de Lotka-Volterra para el crecimiento de las poblaciones de depredador y presa por lo tanto unen explícitamente las dos poblaciones, y cada una funciona como regulador dependiente de la densidad de la otra. Los depredadores regulan el crecimiento de la población de presas al funcionar como fuente de mortalidad dependiente de la densidad. La población de presas funciona como fuente de regulación dependiente de la densidad sobre la tasa de natalidad de la población de depredadores. Para comprender cómo interactúan estas dos poblaciones, podemos utilizar el mismo razonamiento gráfico utilizado para examinar los resultados de la competencia interespecífica en el Capítulo 13 (véase el Apartado 13.2). En ausencia de depredadores (o a una tasa muy baja de densidad de depredadores), la población de la presa crecerá exponencialmente $dN_{\text{presa}}/dt = rN_{\text{presa}}$). A medida que la población de depredadores aumenta, la mortalidad de la presa aumentará hasta que finalmente la tasa de mortalidad debida a la depredación ($cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}}$) sea igual a la tasa de crecimiento inherente a la población de presas (rN_{presa}) y el crecimiento neto de la población de las especies de presas será cero ($dN_{\text{presa}}/dt = 0$). Podemos conocer la densidad de la población del depredador en la que ocurre esto:

$$cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}} = rN_{\text{presa}}$$

$$cN_{\text{depredador}} = r$$

$$N_{\text{depredador}} = \frac{r}{c}$$

De manera simplificada, la tasa de crecimiento de la población de la presa es cero cuando el número de depredadores es igual a la tasa de crecimiento per capita de la población de presas dividido por la eficiencia de la depredación. Si la población de depredadores es mayor que este valor, la tasa de crecimiento de la presa será negativa y disminuirá el tamaño de la población. La mortalidad debida a la depredación ($cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}}$) es mayor que la tasa de crecimiento inherente a la población de la presa ($rN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}}$).

De la misma manera, podemos examinar la influencia del tamaño de la población de la presa en la tasa de crecimiento de la población del depredador. La tasa de crecimiento de la población del depredador será cero $dN_{\text{depredador}}/dt = 0$) cuando el incremento de la población del depredador (como resultado del consumo de la presa) sea igual a la tasa de mortalidad:

$$b(cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}}) = dN_{\text{depredador}})$$

$$bcN_{\text{depredador}} = d$$

$$N_{\text{presa}} = \frac{d}{bc}$$

La tasa de crecimiento del depredador será cero cuando el tamaño de la población de la presa sea igual a la tasa de mortalidad de la población del depredador dividido por el producto de la eficiencia de la depredación y la eficiencia de conversión de cada presa capturada en nuevos depredadores (reproducción).

Podemos examinar estos resultados de manera gráfica (Figura 14.2a) utilizando dos ejes que representen el tamaño de la población de la presa (eje x) y la del depredador (eje y). Una vez que hemos definido a qué tamaño de la población de la presa el crecimiento de la población del depredador es igual a cero ($cN_{\text{presa}} = d/bc$) y el número de depredadores al que la tasa de crecimiento de la población de presas es cero ($cN_{\text{presa}} = r/c$), podemos dibujar las correspondientes isoclinas cero (véase el Apartado 13.2). Si los valores de la población de la presa están a la derecha de la isoclina del depredador, la población del depredador aumenta, y si se encuentra a la izquierda, la población del depredador disminuye, de la misma manera que la isoclina de la presa. Para valores de la población del depredador por debajo de la isoclina de la presa la tasa de crecimiento de la presa es positiva. Para valores de la población del depredador mayores a la isoclina de la presa, la tasa de crecimiento de la presa disminuye. Si se combinan estas dos isoclinas (Figura 14.2b), los

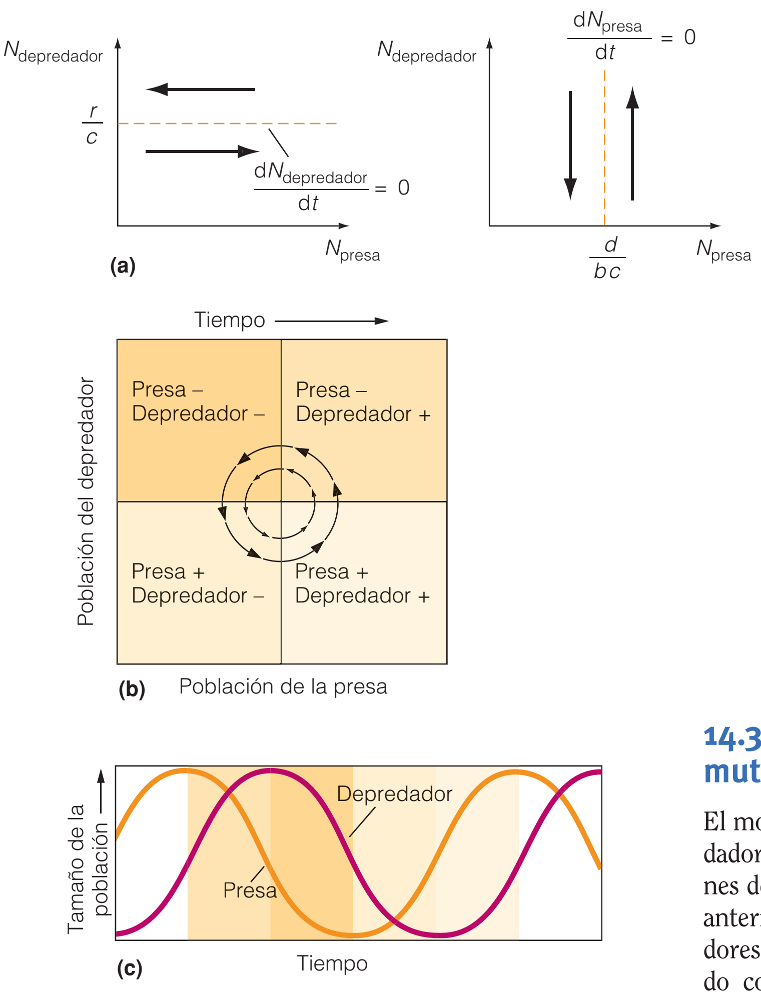


Figura 14.2 | Los patrones pronosticados por el modelo de Lotka-Volterra de la interacción depredador-presa. **(a)** La isoclina cero $(dN/dt = 0)$ para las poblaciones de depredador y presa. Fíjese en que la isoclina cero para la población de la presa esta definida por un número fijo de depredadores y de la misma manera para la isoclina del depredador (tamaño de población fijo de presas). Las flechas muestran la dirección del cambio en el tamaño de la población en relación a las isoclinas. **(b)** Las isoclinas cero combinadas proporcionan un promedio al examinar las trayectorias de las poblaciones combinadas de depredadores y presas. Las flechas representan la trayectoria de la población combinada. El signo menos indica una disminución de la población. Esta trayectoria muestra la naturaleza cíclica de la interacción depredador-presa. **(c)** Si se determinan los cambios implícitos en los tamaños de las poblaciones de depredadores y presas a través del tiempo, se puede observar que ambas poblaciones reciclan continuamente sus fases entre sí y la densidad de los depredadores se rezaga detrás de la de la presa. Las regiones sombreadas en el fondo del gráfico se relacionan con sus correspondientes regiones en **(b)**.

cambios en las tasas de crecimiento tanto de la presa como del depredador pueden examinarse bajo cualquier combinación de densidades de población.

Al resolver estas dos ecuaciones paralelas, se demuestra que las dos poblaciones aumentan y disminuyen de manera oscilante (Figura 14.2c). La razón de esta oscilación es que la población del depredador aumenta cuando consume un mayor número de presas de manera progresiva, de forma que la población de presas comienza a disminuir. El descenso en la población de presas ya no soporta la gran presión de la población del depredador. Los depredadores afrontan la escasez de alimento, y muchos de ellos mueren de hambre o fracasan en la reproducción. La población del depredador disminuye de manera brusca hasta el punto en el que la reproducción de la presa equilibra sus pérdidas ante la depredación. Las presas aumentan y, finalmente, le sigue un incremento en la población de depredadores. El ciclo continúa así indefinidamente. La presa jamás es aniquilada totalmente; el depredador nunca queda completamente eliminado.

14.3 | El modelo propone la regulación mutua de la población

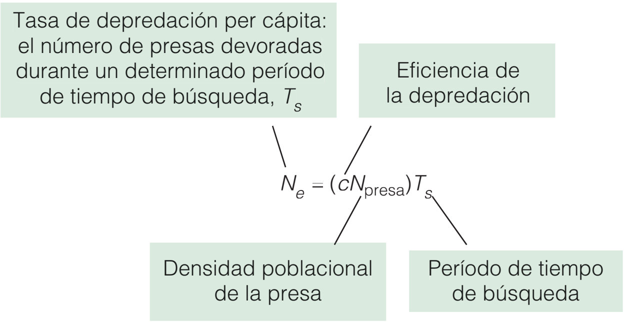
El modelo de Lotka-Volterra para la interacción entre depredador y presa supone una regulación mutua de las poblaciones de depredadores y presas. En las ecuaciones presentadas anteriormente, el crecimiento de las poblaciones de depredadores y presas están unidos por un único término relacionado con el consumo de la presa: $cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}}$. Para la población de presas, este término sirve para regular el crecimiento de la población a través de la mortalidad. En la población del depredador, sirve para regular el crecimiento de la población a través de la reproducción. La regulación del crecimiento de la población de depredadores es el resultado directo de dos respuestas distintas del depredador a los cambios en la población de la presa. Primero, el crecimiento de la población del depredador depende de la tasa a la cual la presa es capturada $(cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}})$. La ecuación implica que cuanto mayor es el número de presas, más come el depredador. La relación entre la tasa de consumo per capita y la cantidad de presas se denomina **respuesta funcional** del depredador. Segundo, este aumento en el consumo de la presa da como resultado un incremento en la reproducción del depredador $[b(cN_{\text{presa}}N_{\text{depredador}})]$, que se denomina **respuesta numérica** del depredador.

Este modelo de interacción depredador-presa ha sido ampliamente criticado por exagerar la regulación mutua de las poblaciones de depredadores y presas. El atractivo de estas ecuaciones para los ecólogos de las poblaciones se debe sin embargo a las sencillas descripciones matemáticas y a las conductas oscilatorias que a menudo suceden en los sistemas depredador-presa. Tal vez su valor máximo sea fomentar una mirada más crítica a la interacción depredador-presa en las comunidades naturales, inclusive en aquellas condiciones que influyen en el control de los depredadores sobre las poblaciones de presas. Ha surgido una gran variedad de factores que incluyen la disponibilidad de cubiertas (refugios) para la presa, la dificultad cada vez mayor de localizar presas cuando escasean, la elección entre múltiples especies de presas, y los cambios evolutivos en las características de depredadores y presas (coevolución). En los siguientes apartados, examinaremos cada uno de estos temas y su influencia en la naturaleza de la interacción depredador-presa.

14.4 | Las respuestas funcionales relacionan el consumo de la presa con su densidad

El entomólogo inglés M.E. Solomon introdujo en 1949 el concepto de respuesta funcional. Una década más tarde, el ecólogo C.S. Holling exploró el concepto con más detalle y desarrolló una clasificación simple basada en tres tipos generales de respuesta funcional. La respuesta funcional es la relación entre la tasa de depredación per capita (el número de presas consumidas por unidad de tiempo) y la densidad de presas (véase la Figura 14.1a). El modo en que reacciona la tasa de consumo del depredador a los cambios en la densidad de la población presa es un factor clave que influye en la capacidad del depredador de regular la población de la presa.

En el desarrollo de las ecuaciones de depredadores y presas en el Apartado 14.2, definimos la tasa de depredación per capita como cN_{presa}, en donde c es la «eficiencia» de la depredación, y N_{presa} es el número de presas (también pueden ser utilizadas para representar la densidad de la presa: cantidad/unidad de área). Debido a que la dinámica de las poblaciones de depredadores y presas se describen como ecuaciones diferenciales, esta tasa de depredación es instantánea (t se aproxima a cero: véase Cuantificando la ecología 10.1: derivadas y ecuaciones diferenciales). De forma alternativa, si definimos como N_e la tasa de depredación, según el número de presas devoradas por un solo depredador durante un periodo de tiempo de búsqueda (T_s) , podemos expresar la tasa de depredación per capita como:


Tasa de depredación per cápita: el número de presas devoradas durante un determinado período de tiempo de búsqueda, T_s
Eficiencia de la depredación
Densidad poblacional de la presa
Período de tiempo de búsqueda

$$N_e = (cN_{\text{presa}})T_s$$

Para un período determinado de tiempo de búsqueda (T_s), la relación entre la tasa de depredación per capita (N_e) y la densidad poblacional de la presa (N_{presa}) para la ecuación indicada más arriba es lineal, fue denominada por Holling como **respuesta funcional tipo I** (Figura 14.3a). La tasa de mortalidad de la presa como consecuencia de la depredación (proporción de la población de la presa devorada por unidad de tiempo) es constante, una función de la eficiencia de la depredación (c), como se muestra en la Figura 14.3a.

Esta respuesta funcional de tipo I es característica de los depredadores pasivos, como las arañas, que dependen de que

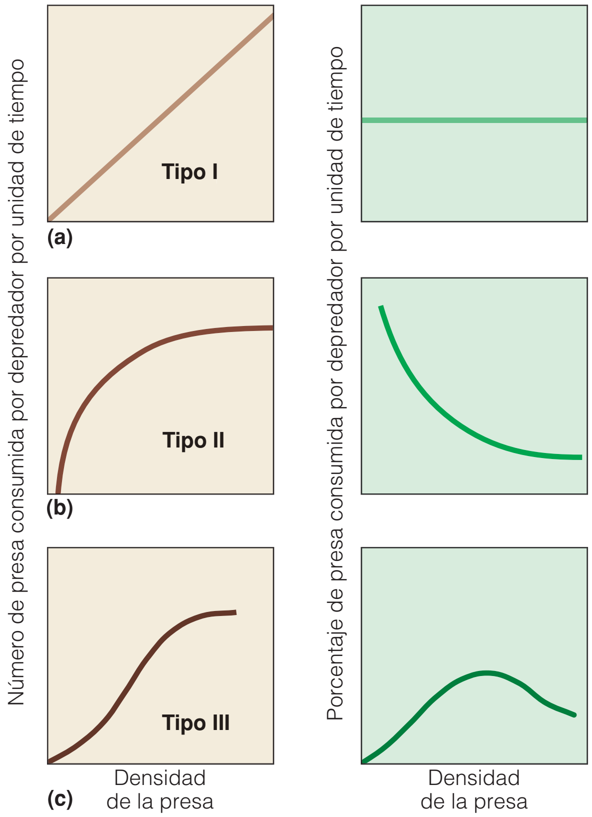


Figura 14.3 | Tres tipos de curvas de respuesta funcional, las cuales relacionan la tasa de depredación per cápita con la densidad de la presa. **(a)** Tipo I. El número de presas tomadas por depredador se incrementa linealmente con el incremento en la densidad de la presa. La tasa de depredación es constante-independientemente de la densidad de la presa. **(b)** Tipo II. La tasa de depredación aumenta desde una tasa decreciente hasta el máximo nivel. Expresada como una proporción de la densidad de la presa, la tasa de depredación disminuye a medida que crece la población de la presa. **(c)** Tipo III. La tasa de depredación es baja al principio y luego aumenta de forma sigmoidea y se aproxima a la asíntota. Señalada como una proporción en la densidad de la presa, la tasa de depredación es baja cuando la densidad de la presa es baja, y aumenta al máximo antes de decaer cuando la tasa de depredación alcanza su punto máximo.

sus presas se encuentren con su red, o los filtradores que extraen sus presas de un volumen de agua constante que pasa por su aparato filtrador. Este último es un comportamiento de alimentación utilizado por un conjunto de organismos acuáticos; desde el zooplancton hasta las ballenas azules. Una respuesta funcional de tipo I puede también suceder cuando la presa no es lo suficientemente abundante como para saciar a sus depredadores. Es el caso de la respuesta funcional del cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*) que se alimenta de topillos (*Microtus* spp.) que se representa en la Figura 14.4a. Estas aves atrapan topillos en una cantidad proporcional a su disponibilidad en el ámbito de las poblaciones de presas que se encuentran en el campo.

La respuesta funcional de tipo I sugiere una forma de depredación en la que todo el tiempo asignado en la alimentación se agota en la búsqueda (T_s). En general, sin embargo, el periodo de tiempo disponible para la búsqueda será menor al tiempo total asociado con el consumo de la presa N_e, porque se necesita tiempo para «manejar» a la presa, esto incluye, cazar, matar, comer y digerir (la respuesta funcional de tipo I supone que no hay tiempo de manejo debajo de la tasa máxima de ingestión). Si definimos T_h como el tiempo que requiere un depredador para manejar a una presa individual, entonces el tiempo utilizado para manejar la presa N_e será el producto $N_e T_h$: El tiempo total (T) utilizado en la búsqueda y el manejo de la presa es ahora:

$$T = T_s + (N_e T_h)$$

Si reordenamos la ecuación anterior, podemos ahora definir el tiempo de búsqueda como:

$$T_s = T - N_e T_h$$

Para un determinado tiempo de aprovisionamiento (T), el tiempo de búsqueda varía, disminuyendo con el incremento de la asignación del tiempo al dominio.

Podemos ahora ampliar la ecuación original que describe la respuesta funcional de tipo I [$N_e = (cN_{\text{presa}})\ T_s$] por sustituir la ecuación para T_s presentada anteriormente, lo que incluye el tiempo adicional en coacción para manejar la unidad de presa N_e:

$$N_e = c(T - N_e T_h) N_{\text{presa}}$$

Fíjese en que N_e, el número de presas consumidas durante el período de tiempo T, aparece en ambos lados de la ecuación, entonces para resolver N_e, debemos cambiar la ecuación.

$$N_e = c(N_{\text{presa}} T - N_{\text{presa}} N_e T_h)$$

Si colocamos c dentro del paréntesis, nos queda:

$$N_e = cN_{\text{presa}} T - N_e c N_{\text{presa}} T_h$$

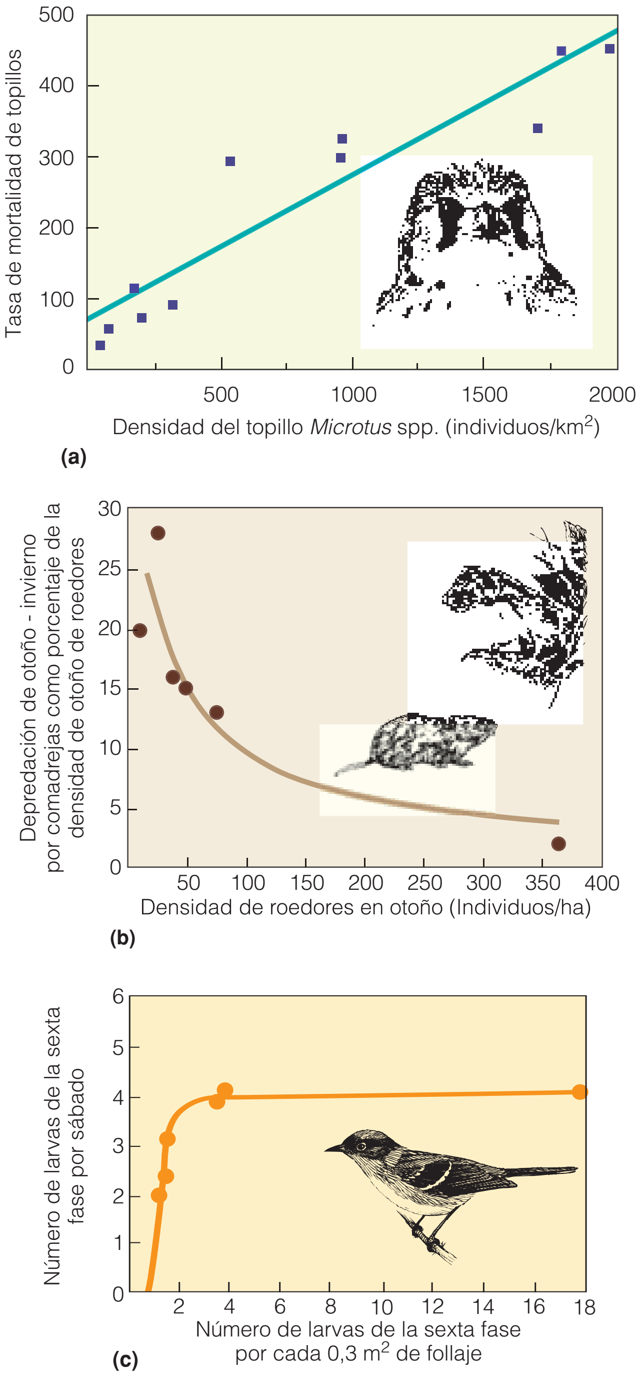


Figura 14.4 | Tres ejemplos de la curva de respuesta funcional que relaciona la tasa de depredación per capita (eje *y*) con la densidad de la presa (eje *x*). **(a)** La respuesta funcional de una pareja de cernícalos vulgares con la densidad de los topillos *Microtus* durante la estación de cría. La tasa de mortalidad (eje *y*) es el número de presas atrapadas durante la época de cría. (Adaptación de Korpimaki y Norrdahi 1991). **(b)** La respuesta funcional de las comadrejas que apresan roedores en los bosques caducifolios del Parque Nacional Bialowieza, Polonia. Fíjese en que el eje *y* representa la tasa de mortalidad más que el consumo per capita (véase la Figura 14.3b). (Adaptación de Jedrzejewski y cols. 1995.) **(c)** La respuesta funcional del chipe castaño que se alimenta de las orugas de los brotes de las piceas. (Adaptación de Mook y cols. 1963.)

Sumando $N_e c N_{\text{presa}}$ a ambos lados de la ecuación nos queda:

$$N_e + N_e c N_{\text{presa}} T_h = c N_{\text{presa}} T$$

Simplificamos el lado izquierdo de la ecuación, y nos queda:

$$N_e(1 + c N_{\text{presa}} T_h) = c N_{\text{presa}} T$$

Dividimos ambos lados de la ecuación por $(1 + cN_{\text{presa}}T_h)$, y nos queda:

$$N_e = \frac{c N_{\text{presa}} T}{(1 + c N_{\text{presa}} T_h)}$$

Ahora podemos determinar la relación entre N_e y N_{presa} para determinados valores para c, T y T_h (Figura 14.5). (Recuerde que los valores de c, T y T_h son constantes). En esta relación, denominada por Holling como **respuesta funcional tipo II**, la tasa de depredación per capita (N_e) se incrementa de manera desacelerada sólo hasta la tasa máxima que se logra en las densidades altas de presas (véase la Figura 14.3b). La razón de que el valor de N_e se aproxime a una asíntota está relacionada con la asignación de tiempo del depredador. Recuerde que el tiempo total (T) se divide en dos actividades: búsqueda y manejo ($T = T_s + N_e T_h$). Cuando el número de presas capturadas durante el intervalo total de tiempo (T) se incrementa, también lo hace el tiempo de manejo ($N_e T_h$) y decrece el tiempo disponible para la búsqueda (T_s). El resultado es una reducción de la tasa de mortalidad de la presa al aumentar su densidad (véase la Figura 14.3b). La respuesta funcional tipo II es la que más comúnmente se presenta en los depredadores (véase la Figura 14.4b).

Holling describe también una **respuesta funcional de tipo III**, que está ilustra en las Figuras 14.3c y 14.4c. En altas densidades poblacionales de la presa, esta respuesta funcional es similar a la de tipo II, y la explicación de la asíntota es la misma; sin embargo, la tasa a la cual se consume la presa es baja al principio, y aumenta en forma de S (sigmoidea) mientras la tasa de depredación se aproxima a su valor máximo. Una respuesta funcional de tipo III puede regular potencialmente una población de presas porque la tasa inicial de mortalidad de la presa se incrementa con la densidad de presas (véase la Figura 14.3c). En densidades bajas, la tasa de mortalidad es insignificante, pero cuando la densidad de la presa aumenta (como indica la parte ascendente de la curva), la tasa de mortalidad de la presa se incrementa de modo dependiente de la densidad. Sin embargo, el efecto regulador del depredador se limita al intervalo de densidad de la presa en el que aumenta la mortalidad. Si la densidad de la presa excede el límite más elevado de este intervalo, entonces la mortalidad debido a la depredación comienza a descender.

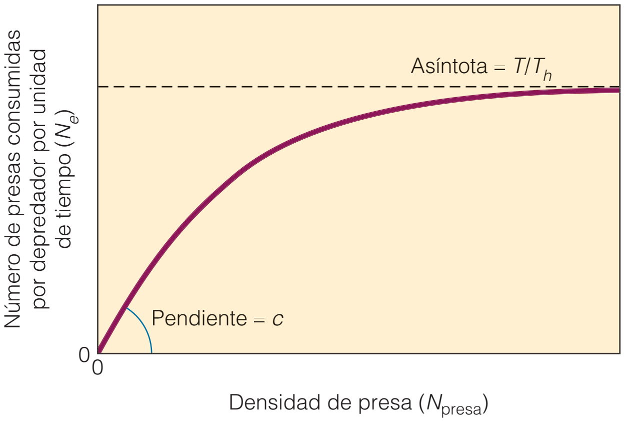


Figura 14.5 | Relación entre la densidad de población de presa (eje x) y la tasa de presa consumida per capita (eje y) para el modelo de respuesta funcional del depredador presentado en el Apartado 14.4 que incluye tanto el tiempo de búsqueda (T_s) como el tiempo ($T = T_s + T_h$) de dominio $N_e T_h$. A baja densidad de presas, el número consumido de las mismas es bajo, mientras el tiempo de manejo, Cuando la densidad de la presa aumenta, el número de presa consumida también lo hace y se utiliza una mayor proporción del tiempo total de aprovisionamiento (T) para dominar la presa, lo que reduce el tiempo disponible para la búsqueda. Cuando el tiempo de dominio se aproxima al tiempo total utilizado para el aprovisionamiento, la tasa de presa consumida per capita se aproxima a una asíntota. La curva resultante se denomina respuesta funcional de tipo II.

Cierto número de factores pueden dar como resultado una respuesta de tipo III. La disponibilidad de cubierta (refugio) desde el cual puedan escaparse de los depredadores puede ser un factor importante. Si el hábitat proporciona sólo un número limitado de sitios para esconderse, servirá para proteger a poblaciones de presas de baja densidad, lo que incrementará la susceptibilidad de los individuos a medida que la población crezca.

Otra razón para la forma sigmoidea de la respuesta funcional tipo III puede ser la **imagen de búsqueda** del depredador, una idea propuesta en primer lugar por el conductista L. Tinbergen. Cuando aparece en el área una nueva especie de presa, el riesgo de ser seleccionada como alimento por un depredador es bajo. El depredador aún no ha adquirido una imagen de búsqueda; una forma de reconocerla como elemento potencial de alimento. Una vez que el depredador ha capturado un individuo, puede gustarle como alimento al ser una presa deseada por él. Una vez que se ha identificado la presa como deseada, localizará más fácilmente otros individuos de la misma especie. Cuanto más experto se vuelva el depredador para conseguir una presa en particular, más intensamente se concentrará en ello. Con el tiempo la densidad de la especie disminuye o su población se dispersará de tal manera que los encuentros con sus depredadores disminuirán. La imagen de búsqueda para esa presa comienza a disminuir, y el depredador puede desviar su atención hacia otra especie de presa.

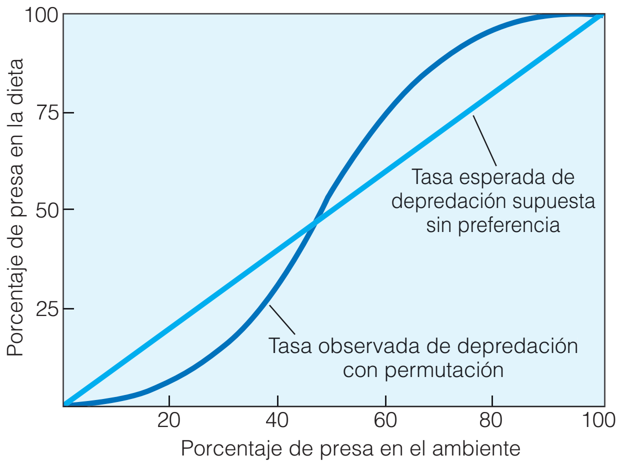


Figura 14.6 | Modelo de permutación de presa. La línea recta representa la tasa estimada de depredación que se supone no es la preferida por el depredador. La presa es devorada en una proporción fija a su disponibilidad relativa (porcentaje de presa en el ambiente). La línea curva representa un cambio en la tasa de depredación observada en la permutación de la presa. A bajas densidades, la proporción de las especies de presa en la dieta del depredador es menor que la que se espera al azar (en función de la disponibilidad proporcional de otras especies de presa). Sobre este campo de abundancia, el depredador selecciona unas especies frente a otras. Cuando la densidad de la presa es alta, el depredador toma más de ella de lo esperado. La permutación sucede en el punto en el que las líneas se cruzan. El hábito de permutación de presa se da en una respuesta funcional tipo III entre el depredador y la especie de presa.

Un tercer factor del que puede resultar una respuesta funcional de tipo III es la permutación. Aunque el depredador puede tener una fuerte preferencia por cierto tipo de presa, en la mayoría de los casos suele volcarse a otra más abundante que le proporcione una caza más provechosa. Por ejemplo, si los roedores son más abundantes que los conejos y las codornices, los lobos y halcones se concentrarán en los roedores.

Los ecólogos denominan *permutación* de la presa al acto de cambiar la preferencia de una especie por otra más abundante (Figura 14.6). En la **permutación**, el depredador se concentra en una cantidad desproporcionada de alimento representada por la especie presa más abundante y le presta poca atención a las especies menos abundantes. Cuando la abundancia relativa de la segunda especie presa se incrementa, el depredador centra su atención en ella.

El punto de abundancia de la presa en el que el depredador realiza la permutación depende considerablemente de la preferencia de alimento del depredador. Un depredador puede cazar durante más tiempo y con más trabajo una especie que le agrade más antes de dirigirse a una especie más abundante, pero que le agrade menos. De manera inversa, el depredador podrá cambiar de una especie menos deseada que existe en un nivel de abundancia mucho mayor a una especie que le agrade más. Aunque simplista, el modelo de respuesta funcional desarrollado por Holling, ha demostrado ser una herramienta valiosa, que permite a los ecólogos investigar cómo los variados comportamientos, que muestran tanto las especies de depredadores como de presas, influyen en las tasas de depredación y, consecuentemente, en las dinámicas de población de depredadores y presas. Debido a que el modelo se aboca explícitamente al principio de asignación de tiempo en el proceso de depredación, este marco ha sido expandido para examinar las cuestiones relativas a la eficiencia del aprovisionamiento, tema que retomaremos en el Apartado 14.6.

14.5 | Los depredadores responden numéricamente a la densidad variable de las presas

Cuando la densidad de la presa aumenta, la tasa de crecimiento del depredador debe responder de manera positiva. Puede darse una respuesta numérica en los depredadores a través de su reproducción (como se ha indicado con la conversión del factor b en la ecuación para los depredadores de Lotka-Volterra) o a través del movimiento de depredadores hacia áreas de altas densidades de presa. Este último se refiere a la **respuesta global** (Figura 14.7): La respuesta de los depredadores de amontonarse en áreas de alta densidad de presas puede ser un rasgo fundamental para determinar la capacidad de la población de depredadores para regular la densidad de la población de presas. La razón de la importancia de la respuesta global es que la población de la mayo-

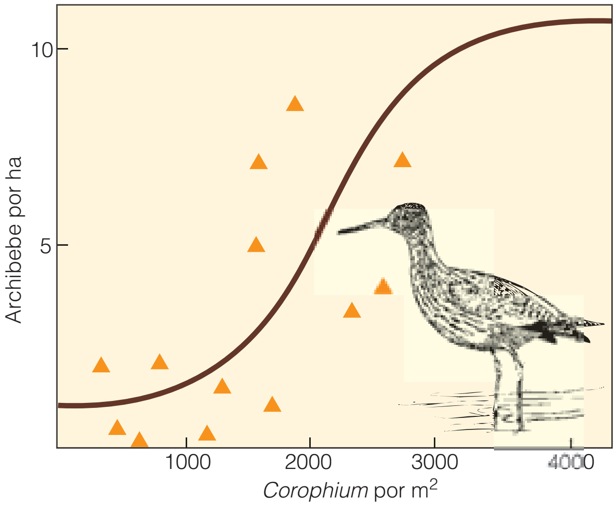


Figura 14.7 | Respuesta global del archibebe común (*Tringa totanus*). La curva señala la densidad del archibebe en relación a la densidad promedio de su presa el artrópodo (*Corophium* spp.). (Adaptación de Hazle y May 1974.)

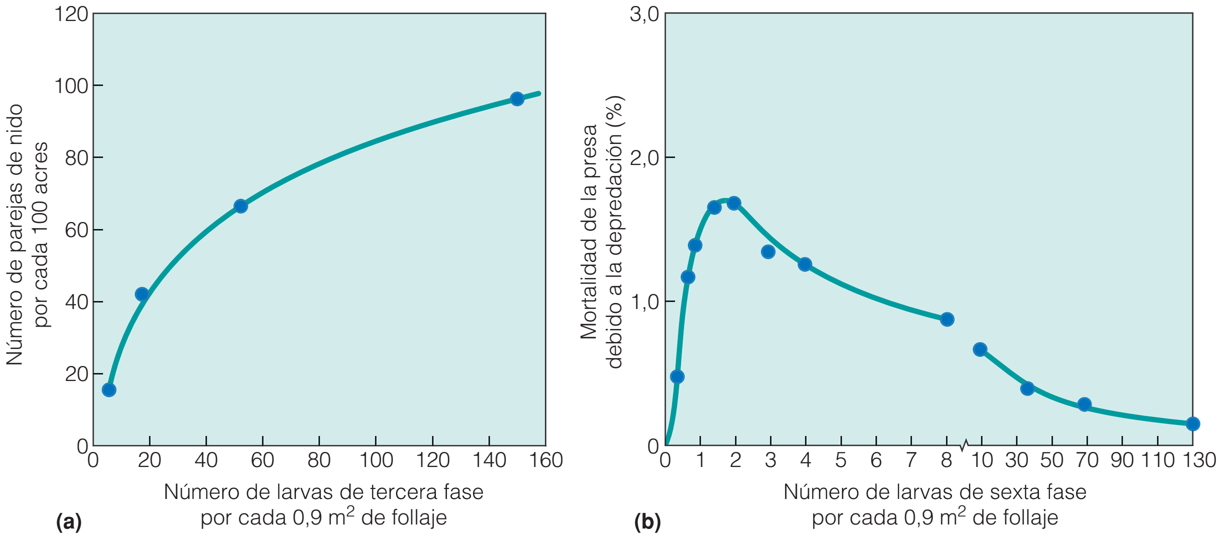


Figura 14.8 | **(a)** Respuesta numérica del chipe castaño a los cambios en la densidad de población de la oruga de los brotes de las piceas en New Brunswick, Canadá. El eje *x* representa la densidad de la presa, y el eje *y* la densidad de los depredadores. **(b)** El patrón pronosticado de tasa de mortalidad de la presa (eje *y*) como función de la densidad de la presa (eje *x*). La tasa de mortalidad fue estimada por la combinación de la respuesta numérica que se muestra en (a) con la tasa de respuesta funcional de depredación a la densidad de la presa que se muestra en la Figura 14.4c. (Adaptación de Mook, 1963.)

ría de los depredadores crece lentamente en comparación con la de su presa. La respuesta numérica del chipe castaño nos da un ejemplo. L. J. Mook ha cuantificado las respuestas numérica y funcional del chipe castaño con la oruga de los brotes de las piceas. Esta especie de pájaro muestra una respuesta funcional de tipo III; la tasa de depredación per cápita aumenta cuando el incremento de la densidad de la presa llega al máximo (véase la Figura 14.4c). Además la densidad de estos pájaros aumenta cuando se incrementa la densidad de la presa (Figura 14.8a). Este aumento en la densidad es resultado del incremento en las parejas que anidan y ocupan la zona (territorios de reproducción por hectárea), que representan la respuesta global. El resultado neto es que el porcentaje de organismos presa devorados por unidad de tiempo por toda la población de depredadores aumenta a medida que se incrementa la densidad de las presas (Figura 14.8b). Las respuestas funcionales y numéricas combinadas del chipe castaño interactúan para regular la población de presas (oruga de los brotes de las piceas) en niveles bajos de población.

Otras respuestas numéricas que dan las poblaciones de depredadores suponen un incremento en el esfuerzo reproductivo. El trabajo de Wlodzimierz Jedrzejewski y colaboradores en el *Mammal Research Institute of the Polish Academy of Sciences* es un ejemplo. Jedrzejewski examinó la respuesta de una población de comadrejas (*Mustela nivalis*) a la densidad de dos roedores, el topillo rojizo (*Clethrionomys glareolus*) y el ratón leonado (*Apodemos flavicollis*), en el Parque Nacional Biatowieza en el Este de Polonia a principios de la década del 90. Durante este tiempo, los roedores experimentaron un fuerte incremento en el tamaño de su población, que duró dos años. Esto fue debido a un aumento, a su vez, de la producción de semillas de robles, carpes y arces. La abundancia de alimento estimuló a los roedores a reproducirse durante el invierno. El promedio de densidad de población previo era de entre 28 y 74 animales por hectárea, mientras que durante la irrupción, la población de los roedores alcanzó cerca de los 300 animales por hectárea y luego declinó de manera estrepitosa a 8 por hectárea (Figura 14.9).

La población de comadrejas siguió la misma suerte que la población de roedores. Con densidades normales de roedores, la densidad de las comadrejas en invierno variaba entre 5 y 27 individuos por km^2, y experimentaban un descenso a principios de la primavera de entre 0 y 19. Tras la reproducción, la densidad en pleno verano aumentó de 42 a 47 individuos por km^2. Debido a que la reproducción suele necesitar cierto tiempo mínimo, normalmente se produce un intervalo entre el incremento de la población y la respuesta numérica de la población del depredador. Sin embargo, no hubo intervalo de tiempo entre el incremento de la reproducción de los roedores y la respuesta reproductiva de la comadreja. Las comadrejas se reproducen en primavera y, con abundante alimento, tienen dos camadas o su tamaño aumenta. Los machos y las hembras jóvenes se reproducen durante el primer año de vida. Durante la irrupción, el número de

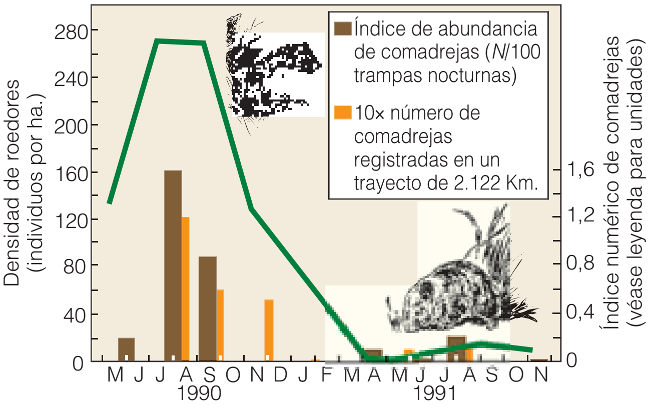


Figura 14.9 | Respuesta numérica de las comadrejas (depredadores) a la irrupción y caída estrepitosa en las poblaciones de roedores del bosque (presa). El eje *x* representa el momento del año (mes), el eje *y* representa la densidad de población de los roedores (eje izquierdo) y el índice de densidad de población de depredadores (eje derecho). Las barras marrones representan los datos de las comadrejas atrapadas vivas; las barras anaranjadas representan datos de captura, observaciones visuales y rastreo. La tasa reproductiva de la población de la comadreja es lo suficientemente alta como para permitir que su población siga a la población de la presa durante 1990. (Adaptación de Jedrzejewski y cols. 1995.)

comadrejas creció a 102 individuos por km^2 y, durante la estrepitosa bajada, se redujo a 8 individuos por km^2. El aumento y descenso del número de comadrejas estuvo directamente relacionado con la densidad primaveral de roedores.

14.6 | El aprovisionamiento implica decisiones basadas en la distribución del tiempo y de la energía

Hasta aquí hemos estudiado las actividades de los depredadores casi exclusivamente en términos de aprovisionamiento, pero todos los organismos tienen la necesidad de asumir una amplia variedad de actividades relacionadas con la supervivencia, el crecimiento y la reproducción. El tiempo utilizado en el aprovisionamiento debe equilibrarse con otras acciones como defenderse, apartarse de los depredadores, buscar pareja o cuidar de las crías. Este conflicto entre necesidades encontradas ha llevado a los ecólogos a desarrollar un área de investigación conocida como **teoría del aprovisionamiento óptimo**. Como centro de esta teoría está la hipótesis de que la selección natural debe favorecer la «eficiencia» de los animales al buscar su alimento: los individuos maximizan su energía o la ingesta de nutrientes por unidad de esfuerzo. El concepto de aprovisionamiento «eficiente» comprende un conjunto de decisiones implicadas en el proceso de aprovisionamiento: qué alimento consumir, dónde, durante cuánto tiempo buscarlo y cómo buscarlo. La teoría del aprovisionamiento óptimo aborda estas decisiones en términos de costes y beneficios. Los costes pueden medirse en términos de tiempo y energía invertidos en el acto de aprovisionamiento y los beneficios pueden medirse en términos de eficiencia. Sin embargo, es extremadamente difícil cuantificar las consecuencias de una elección de comportamiento concreto para la probabilidad de supervivencia y reproducción. Como resultado, los beneficios se miden normalmente en términos de ganancia de energía y nutrientes, lo que se supone está relacionado con la eficiencia individual.

Una de las áreas de investigación más activas de la teoría del aprovisionamiento óptimo se ha centrado en la composición de las dietas de los animales, el proceso involucrado en la elección de un alimento entre diversas opciones. Podemos aproximarnos a esta cuestión a través del marco de asignación de tiempo desarrollado en el modelo de respuesta funcional tipo I, presentado en el Apartado 14.4, en donde el tiempo total utilizado para el aprovisionamiento (T) puede dividirse en dos categorías de actividad: la búsqueda (T_s) y el dominio de la presa (T_h).

Para simplificar, considere un depredador cazando en un hábitat que contiene sólo dos tipos de presa: P_1 y P_2. Supongamos que los dos tipos de presa producen las unidades de ganancia de energía neta E_1 y E_2 (beneficios), y requieren T_{h_1} y T_{h_2} segundos en su procesamiento (costes). La rentabilidad de los dos tipos de presas se define por la energía neta ganada por unidad de tiempo de procesamiento: E_1/T_{h_1} y E_2/T_{h_2}. Ahora supongamos que P_1 es más rentable que P_2: $E_1/T_{h_1} > E_2/T_{h_2}$. La teoría del aprovisionamiento óptimo predice que P_1 debería ser el tipo preferido de presa ya que es la que ofrece una rentabilidad mayor. El mismo enfoque puede aplicarse a una variedad de presas dentro de un hábitat. El ecólogo de comportamiento Nicholas B. Davies, de la Universidad de Cambridge, examinó el comportamiento de alimentación de la lavandera blanca (*Montacilla alba*) en un campo de pastoreo cerca de Oxford, Inglaterra. Las aves se alimentaban de moscas del estiércol y escarabajos que rondaban los excrementos del ganado. Los tipos de presa potenciales representaban una variedad de tamaños: moscas y escarabajos pequeños, medianos y grandes. Las lavanderas demostraban una clara preferencia por las presas de tamaño intermedio (Figura 14.10a). El tamaño de las presas seleccionadas correspondía al tamaño de presa óptimo del cual las aves podían obtener mayores beneficios. Las aves prácticamente ignoraban a las presas de menor tamaño. Aunque eran fáciles de procesar (valor reducido de T_h), las presas pequeñas no aportaban la suficiente energía (E), y las presas más grandes requerían demasiado tiempo y esfuerzo para procesarlas en función de la energía que aportaban.

El modelo simple de aprovisionamiento óptimo presentado anteriormente ofrece una forma de evaluar cuál de entre dos o más presas potenciales es la más rentable en función de la energía neta obtenida por unidad de tiempo

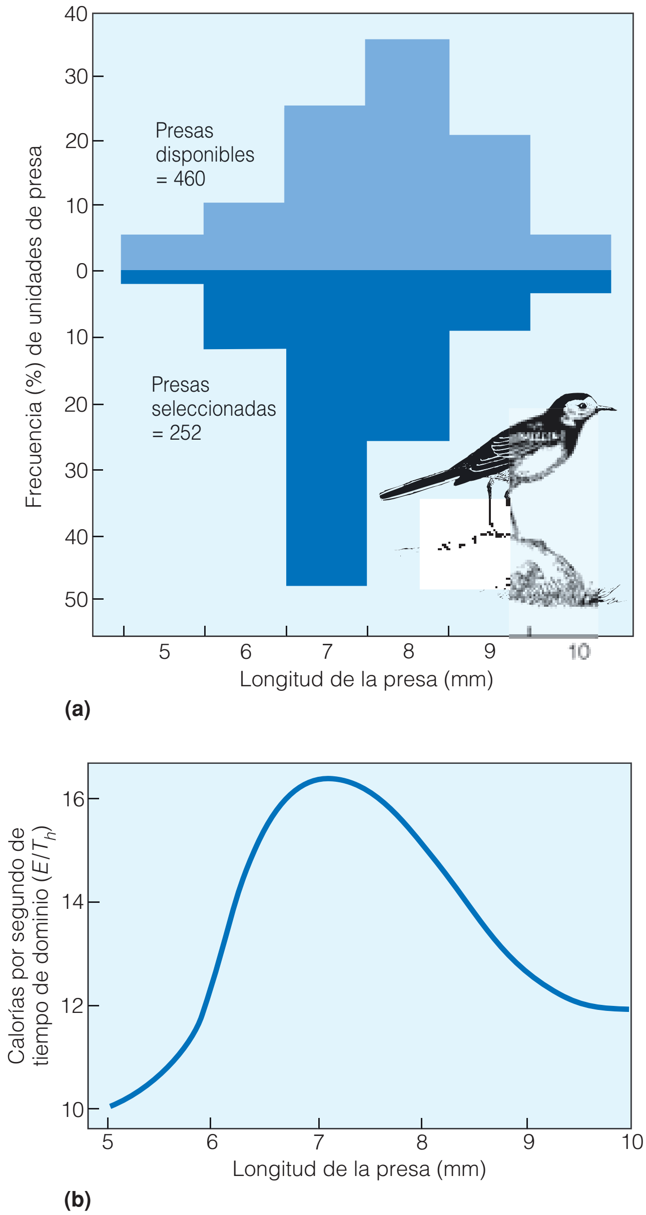


Figura 14.10 | **(a)** Relación entre la longitud de la presa (eje *x*) y la frecuencia de la presa en la dieta de la lavandera blanca (eje *y*) aprovisionadas durante la búsqueda de alimento. Los individuos muestran una preferencia clara por las presas de tamaño mediano, las cuales fueron consumidas en cantidades proporcionalmente mayores al resto de presas disponibles. **(b)** El tamaño de la presa (eje *x*) elegido por la lavandera blanca representan el tamaño óptimo, que proporciona el máximo de energía por unidad de tiempo de dominio (E/T_h: eje *y*). (Adaptación de Davies 1977.)

de procesamiento, pero de la forma que está presentado también implica que el depredador debería siempre elegir la opción más rentable. ¿Existen situaciones en las cuales el depredador elige consumir la presa menos rentable? Para responder a esta pregunta, debemos concentrarnos en el segundo componente de tiempo involucrado en el aprovisionamiento: el tiempo de búsqueda (T_s).

Supongamos que mientras el depredador busca a P_1, encuentra un individuo P_2. ¿Debería consumirlo o continuar su búsqueda de algún individuo P_1? La elección óptima dependerá del tiempo de búsqueda de P_1, que se define como T_{s_1}. La rentabilidad de consumir al individuo P_2 es E_2/T_{h_2}; la opción alternativa de continuar la búsqueda, capturar y consumir un individuo P_1 es $E_1/(T_{h_1} + T_{s_1})$, y ahora incluye el costo del tiempo adicional de la búsqueda de otro individuo P_1 (T_{s_1}). Si $E_2/T_{h_2} > E_1/(T_{h_1} + T_{s_1})$, entonces, de acuerdo con la teoría del aprovisionamiento óptimo, el depredador debería consumir al individuo P_2. Si no ocurre esto, entonces el depredador debería continuar su búsqueda de algún individuo P_1. La comprobación de esta hipótesis precisa el cálculo por parte del investigador del valor de energía y el tiempo de búsqueda y procesamiento de las distintas presas potenciales. Un ejemplo de este modelo simple de elección óptima de presa se introduce en Cuantificando la ecología 14.1: Un modelo simple para el aprovisionamiento óptimo.

Una gran cantidad de estudios analizan la hipótesis de elección óptima de la presa en una amplia variedad de especies y hábitats, y en general, los patrones de selección de la presa siguen las reglas de un aprovisionamiento «eficiente». La limitación de la teoría presentada aquí se basa en que no se toman en consideración otras actividades de competencia que influyen en la cantidad de tiempo disponible de un depredador y en otros factores, además del contenido de energía, que pueden influir en la elección de la presa. Una de las razones por la cual un depredador consume elementos de una dieta variada es que no podría cubrir sus requisitos nutricionales (véase el Capítulo 7) mediante el consumo de una única especie.

14.7 | Las especies en busca de alimento seleccionan las áreas más productivas

La mayor parte de los animales viven en ambientes heterogéneos o irregulares. Algunas áreas pueden contener una alta densidad de presas, y otras una baja densidad o ninguna presa en absoluto. ¿Cómo debería un depredador distribuir su tiempo de búsqueda de alimento en un ambiente irregular? De nuevo, la teoría del aprovisionamiento óptimo sugeriría que la decisión se basa en la máxima rentabilidad, ahora definida como la energía ganada por unidad de tiempo utilizado en la búsqueda en un área determinada. Las ventajas del hecho de que un depredador utilice más tiempo en áreas muy rentables son evidentes, pero preguntarse «cuándo» un depredador debería abandonar un área y cambiar a otra es un problema mucho más delicado. Este problema ha generado mucho interés y la investigación ha dado lugar a otro grupo de reglas de decisión en la teoría del aprovisionamiento óptimo. El ecólogo del comportamiento Eric Charnov, de la Universidad de Nuevo México, afrontó el problema utilizando un enfoque conocido como **teorema del valor marginal**. Este teorema predice la cantidad de tiempo que un individuo debería mantenerse en un área con determinados recursos antes de irse a buscar otra. Esta cantidad de tiempo utilizada se relaciona con la riqueza de esa área (densidad de presas), el tiempo necesario para llegar al área (tiempo de viaje), y el tiempo necesario para extraer el recurso.

El teorema del valor marginal se encuentra ilustrado en la Figura 14.11. El eje x representa el tiempo, mientras que el eje y representa la ganancia de energía acumulada proveniente de las actividades de aprovisionamiento en el área. Hay un coste de tiempo inicial asociado con el viaje hacia el área (t). Una vez que comienza el aprovisionamiento, la tasa de retorno, definida como la ganancia de energía por unidad de tiempo es elevada, pero a medida que el tiempo avanza, la población de presas se reduce (reducción N_{presa}),

Cuantificando la ecología 14.1 | Un modelo simple para el aprovisionamiento óptimo

Frente a la variedad de alimentos, los depredadores deben tomar decisiones. ¿Qué tipo de alimento comer? ¿Dónde y por cuánto tiempo buscarlo? Pero ¿cómo tomar esas decisiones? ¿funcionan los depredadores de modo oportunista, persiguiendo a la presa hasta que la encuentran o son elecciones pasajeras de presas potenciales de menor calidad alimenticia (contenido energético) mientras se continúa la búsqueda de los tipos de alimento preferidos? Si el objetivo es maximizar la entrada de energía (energía ganada por unidad de tiempo) el depredador debe aprovisionarse de manera que maximice sus beneficios (energía obtenida de la presa consumida) en relación a los costos (energía gastada). Este concepto de maximización de la entrada de energía es la base para los modelos de aprovisionamiento óptimo.

Cualquier unidad alimenticia posee tanto un beneficio (contenido energético) como un costo (en tiempo y energía involucrados en la búsqueda y adquisición). El valor relativo de cada uno determina la ganancia de una unidad particular de alimento. La rentabilidad de una unidad de presa es la proporción de su contenido energético (E) y el tiempo necesario para manipular a la unidad (T_h), o E/T_h.

Supongamos que el depredador posee dos elecciones de presa posibles P_1 y P_2. Los dos tipos de presas poseen contenidos energéticos E_1 y E_2 (unidades en kJ) y le toma entre T_{h_1} y T_{h_2} segundos dominarlas. El tiempo de búsqueda para los dos tipos de presa es T_{s_1} y T_{s_2} (en segundos). Definiremos P_1 como la presa más rentable (de mayor valor de E/T_h).

Cuando el depredador busca a P_1, encuentra un individuo de P_2. ¿Debería el depredador capturar y comer a P_2 o continuar la búsqueda de un individuo P_1? ¿Qué decisión será más rentable y maximizará la entrada de energía al depredador: capturar a P_2 o continuar la búsqueda? Ésta es la cuestión básica que plantea la teoría del aprovisionamiento, y la solución depende del tiempo de búsqueda para P_1.

La rentabilidad de capturar y comer a P_2 es E_2/T_{h_2}, y la rentabilidad de continuar la búsqueda, capturar y comer un individuo P_1 es $(E_1/(T_{h_1} + T_{s_1})$. Fíjese en que la decisión de ignorar P_2 y continuar la búsqueda conlleva el costo adicional del promedio del tiempo de búsqueda de P_1, T_{s_1}. Por lo tanto, la solución óptima, la decisión que dará la mayor rentabilidad está basada en las siguientes condiciones:

$$\text{Si:} \qquad \frac{E_2}{T_{h_2}} > \frac{E_1}{(T_{h_1} + T_{s_1})}$$

Luego captura y come a P_2.

$$\text{Si:} \qquad \frac{E_2}{T_{h_2}} < \frac{E_1}{(T_{h_1} + T_{s_1})}$$

Luego ignora a P_2 y continúa la búsqueda de P_1.

Por lo tanto, si el tiempo de búsqueda para P_1 es corto, será mejor para el depredador continuar la búsqueda. Si por otro lado, el tiempo de búsqueda es largo, la decisión más rentable será capturar y consumir a P_2.

El equilibrio entre costo y beneficio que determina la óptima elección en la selección de la presa se comprende mejor si examinamos un ejemplo actual. David Irons y colaboradores de la Universidad de Oregon State examinaron la conducta de aprovisionamiento de las gaviotas de Bering (Larus glaucescens) que buscan su alimento en las zonas intermareales rocosas de las Islas Alutianas, Alaska. Los datos sobre la abundancia de los tres tipos de presas (erizos, chitones y mejillones) en tres zonas intermareales (A, B y C) se presentan en la tabla frente a la densidad media de los tres tipos de presa por m^2 para las tres zonas. Además el contenido de energía promedio (E), tiempo de dominio (T_s) y tiempo de búsqueda (T_h) para cada una de las tres presas se encuentran también en la tabla.

En el experimento de preferencia alimenticia, en el cual los tiempos de dominio y de búsqueda no estaban en consideración, los chitones fueron el tipo de presa preferida y la elección obvia para maximizar la entrada de energía. Sin embargo, la abundancia promedio de erizos en las tres zonas era mayor que la de los chitones. Cuando la gaviota se encuentra con un erizo mientras caza chitones: ¿debería capturarla y comerla o continuar la búsqueda de su alimento preferido, los chitones? Bajo condiciones de aprovisionamiento óptimo la decisión depende de las condiciones esbozadas más abajo. La ganancia obtenida por capturar y consumir un erizo es E/T_h = (7,45 kJ/8,3 s), o 0,898. En contraste, el beneficio obtenido por ignorar al erizo y capturar y consumir otro chitón es $E/(T_h + T_s)$ = [24,52 kJ/(3,1 s + 37,9 s)], o 0,598. Debido a que la ganancia obtenida por consumir el erizo es mayor que la ganancia obtenida por ignorarlo y continuar la búsqueda de chitones, tendrá más sentido para la gaviota capturar y comer al erizo.

¿Qué pasará con una gaviota que busca alimento en la zona A y se topa con un mejillón? En este caso, la ganancia obtenida por capturar y comer el mejillón es de (1,42/2,9), o 0,490 y la ganancia obtenida por continuar la búsqueda del chitón seguirá siendo [24,52 kJ/(3,1 s + 37,9 s)], o 0,598. En este caso, será mejor para la gaviota ignorar al mejillón y continuar en su búsqueda de chitones.

Ahora sabemos lo que las gaviotas «deberían hacer», pero ¿realmente ellas optimizan su aprovisionamiento como se ha definido en este modelo simple de costos y beneficios? Si las gaviotas son puramente oportunistas, la selección de la presa en cada una de las tres zonas será en proporción a su abundancia relativa. Irons y sus colaboradores, sin embargo, descubrieron que las preferencias relativas por erizos y chitones estaban, de hecho, relacionadas con su rentabilidad (E/T_h); sin embargo, los mejillones fueron menos frecuentemente seleccionados que lo pronosticado por su valor relativo de E. ●

1. ¿Cómo influiría la reducción del contenido energético de chitones a la mitad (a 12,26 kJ) en la decisión de si la gaviota debe capturar y comer al mejillón o continuar la búsqueda del chitón en el ejemplo presentado anteriormente?
2. Debido a que las gaviotas no tienen el beneficio del modelo de aprovisionamiento optimo para decidir si seleccionar cierta presa o no: ¿Cómo afectará la selección natural en la evolución del comportamiento de aprovisionamiento optimo?

Tipo de presa	Densidad Zona A	Densidad Zona B	Densidad Zona C	Energía (kJ/individual	Tiempo de dominio (s)	Tiempo de búsqueda (s)
Erizo	0,0	3,9	23,0	7,45	8,3	35,8
Chitones	0,1	10,3	5,6	24,52	3,1	37,9
Mejillones	852,3	1,7	0,6	1,42	2,9	18,9

la tasa disminuye, y la ganancia de energía acumulada se aproxima a la asíntota. La tasa de retorno en cualquier punto del tiempo se define como el valor acumulado de E (el valor del eje y) dividido por la combinación del tiempo de viaje (t) y el tiempo de aprovisionamiento (T) (el valor del eje x). ¿Cuánto tiempo debería el depredador mantener su aprovisionamiento en el área antes de irse? La teoría del aprovisionamiento óptimo predice que el depredador debería abandonar el área cuando la tasa de retorno se encuentra en su valor máximo, tras el cual comienza a descender (Figura 14.11b). La tasa máxima de retorno es representada por la línea tangente a la curva de ganancia acumulativa en función del tiempo (Figura 14.11a). Antes de este momento, la tasa de retorno se encuentra aún en aumento y, tras este momento, la tasa de retorno disminuye.

El teorema del valor marginal también predice que los depredadores deberían mantenerse en un área de recursos rica (alta densidad de presa), por un período de tiempo

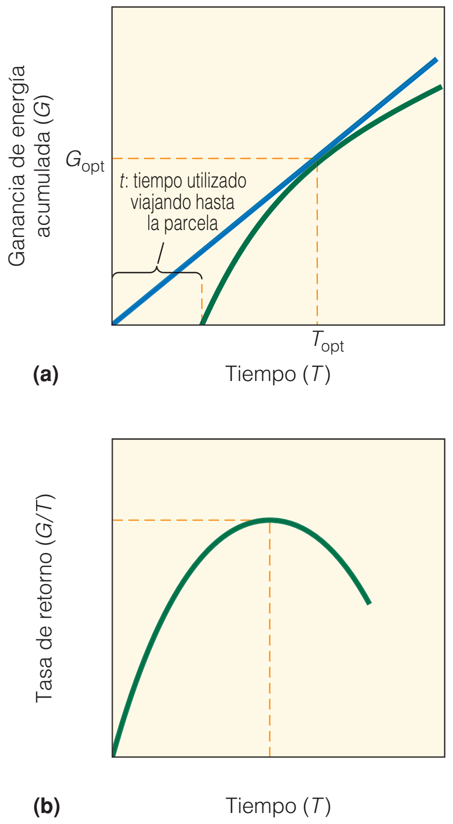


Figura 14.11 | ¿Cuánto tiempo puede un depredador quedarse en una parcela de hábitat en busca de alimento? El gráfico que se muestra más arriba proporciona la respuesta a otra pregunta con la utilización del teorema del valor marginal de Charnov. **(a)** El tiempo total utilizado en el aprovisionamiento (T), el cual incluye el tiempo utilizado hasta llegar a la parcela (t), se muestra en el eje x. La energía acumulada obtenida (G) al consumir la presa en un momento determinado se muestra en el eje y. El teorema predice la cantidad óptima de tiempo que un depredador debe pasar en la parcela (T_{opt}) es el valor de T en el cual la tasa de retorno es máxima. **(b)** La tasa de retorno inicialmente se incrementa con el tiempo pero luego disminuye cuando la densidad de presa decrece por la depredación. La solución óptima está representada por la línea tangente a la curva de ganancia acumulada con el tiempo [La línea azul que se muestra en **(a)**].

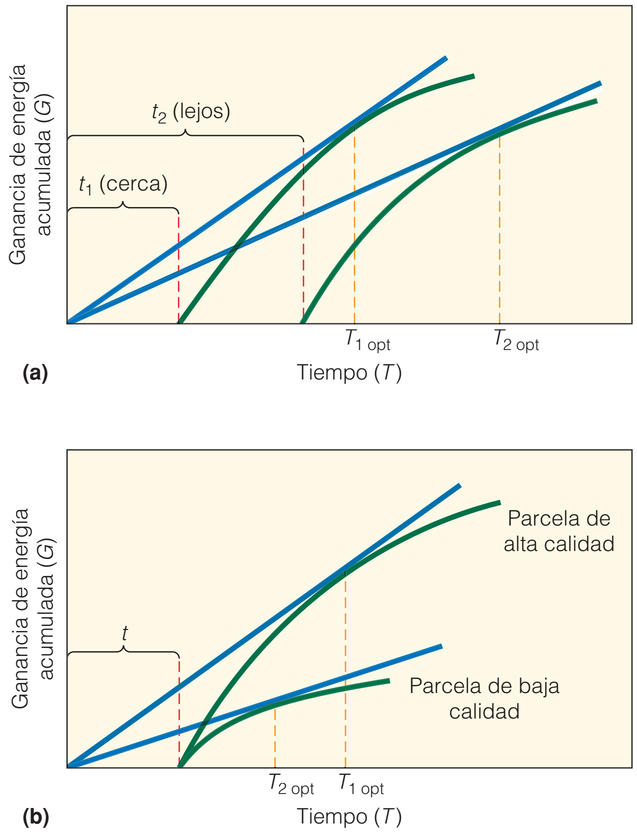


Figura 14.12 | Bajo el teorema del valor marginal (véase la Figura 14.11) tanto el tiempo (t) utilizado viajando hasta la parcela **(a)** como la calidad de la parcela **(b)** influyen en el tiempo pasado en la búsqueda de alimento (T_{opt}).

mayor que en un área pobre (Figura 14.12a), y que en áreas de la misma calidad, el tiempo de aprovisionamiento (T) en un área debería aumentar con la cantidad de tiempo utilizado en viajar hacia esa área (valor mayor de t) (Figura 14.12b). Si el comportamiento de los animales se corresponde o no con estas predicciones, ha sido objeto de experimentación tanto de laboratorio como de campo. Eric Wajnberg y sus colaboradores del *France's National Institute of Agronomy Research* en Francia, examinaron patrones de explotación de áreas de las hembras de avispas parasitoides *Trichogramma brassicae* en zonas que contenían diferentes densidades de organismos hospedadores (huevos de piral del maíz (*Ostrinia nubilalis*). En promedio, las hembras de *T. brassicae* estuvieron más tiempo en las áreas con mayor densidad de hospedadores y todas ellas fueron reducidas al mismo nivel de rentabilidad antes de ser abandonadas. Los resultados parecieron concordar con las predicciones óptimas del teorema del valor marginal de Charnov.

14.8 | Los riesgos de la depredación pueden influir en las conductas de aprovisionamiento

La mayor parte de los depredadores son también presa de otras especies depredadoras y, por lo tanto, enfrentan el riesgo de ser depredados mientras realizan sus actividades rutinarias, tales como el aprovisionamiento. Los diferentes hábitats y áreas de aprovisionamiento varían tanto en su rentabilidad de aprovisionamiento como en su riesgo de depredación. Al decidir qué es lo que va a consumir, el animal en busca de alimento debe equilibrar la ganancia de energía con el riesgo que tiene de ser consumido. Si hay depredadores acechando, entonces lo más conveniente para el animal en busca de alimento puede ser no ir a esa área rentable pero propensa a la presencia de depredadores, y mantenerse en un área del hábitat menos rentable y más segura. Muchos estudios indican cómo la presencia de depredadores afecta al comportamiento de aprovisionamiento. En uno de estos estudios, Jukka Suhonen de la Universidad de Jyväskylä (Finlandia) examinó la forma en la que el riesgo de depredadores influía en el uso de las áreas de aprovisionamiento por parte del carbonero sibilino (*Parus montanus*) y el herrerillo capuchino (*P. cristatus*) en los bosques de coníferas de Finlandia central. Durante los meses de invierno, bandadas de estas dos especies de aves buscan la comida en abetos, pinos y abedules. Su mayor amenaza es el mochuelo chico (*Glaucidium passerinum*). Este mochuelo realiza emboscadas diurnas o por la noche caza de forma paciente hasta que se abalanza sobre su presa. Su alimento principal son los topillos, y cuando la población de topillo es elevada, generalmente durante tres a cinco años, la amenaza depredadora sobre estas pequeñas aves disminuye. Sin embargo, cuando la población de topillos es baja, estas pequeñas aves se convierten en el alimento principal del mochuelo. Durante estos períodos, el carbonero sibilino y el herrerillo capuchino abandonan sus áreas preferidas de aprovisionamiento en las ramas externas y las zonas abiertas de los árboles, restringiendo su actividad de aprovisionamiento en las zonas más densas del interior de los abetos que proveen protección y en las zonas más altas de los pinos más abiertos y los abedules sin hojas.

14.9 | La coevolución es posible entre el depredador y su presa

Actuando como agentes de mortalidad, los depredadores pueden ejercer una presión selectiva en las especies presa. Es decir, cualquier característica que permite que una presa individual pueda evitar ser detectada y capturada por un depredador aumentará su eficiencia. La selección natural debería funcionar como un generador de presas mas «inteligentes» y evasivas (los seguidores del dibujo animado «El Correcaminos» deberían comprender bien este concepto). Sin embargo, el error al capturar una presa conduce entre los depredadores a una reducción en su reproducción y un aumento en su mortalidad. Por lo tanto, la selección natural también funciona como un generador de depredadores más «inteligentes» y hábiles. A medida que las especies presa evolucionan con características que las ayudan a evitar ser atrapadas, los depredadores evolucionan con formas más efectivas para capturarlas. Para sobrevivir como especie, la presa debe ser un objetivo en movimiento que el depredador no pueda atrapar nunca. Esta visión de la **coevolución** entre depredador y presa llevó al biólogo evolutivo Van Valen a proponer la hipótesis de la Reina Roja. En *Alicia a Través del Espejo*, de Lewis Carroll, hay una escena en el capítulo «El jardín de las flores vivientes» en el que todo se encuentra en constante movimiento. Alicia se sorprende al ver que no importaba lo rápido que se moviera porque el mundo alrededor de ella se mantenía inmóvil, a lo que la Reina Roja le responde «Ya ves aquí como es. Te lleva toda esta carrera el mantenerte en el mismo sitio.» Lo mismo sucede con las especies presa. Para evitar su extinción, deben evolucionar creando formas que eviten ser capturadas; deben mantenerse en movimiento para quedarse en donde están.

14.10 | Los animales presa han desarrollado defensas contra los depredadores

Las especies animales han desarrollado una amplia variedad de características que funcionan para evitar su detección, selección y captura por parte de los depredadores. Estas características se denominan en conjunto **defensas frente a la depredación**.

Las **defensas químicas** se han diseminado entre muchos grupos de animales. Algunas especies de peces liberan feromonas de alarma (señales químicas) que, al ser detectadas inducen reacciones de fuga en miembros de la misma especie y de otras especies relacionadas. Algunos artrópodos, anfibios y serpientes utilizan secreciones olorosas para repeler a sus depredadores. Por ejemplo, al ser molestada, la chinche (*Cosmopepla bimaculata*) descarga una secreción volátil desde dos glándulas localizadas en su parte trasera (Figura 14.13). La chinche puede controlar la cantidad de fluido liberado y puede reabsorber el fluido nuevamente hacia las glándulas. En una serie de experimentos controlados, Bryan Krall y sus colegas de la Univer-

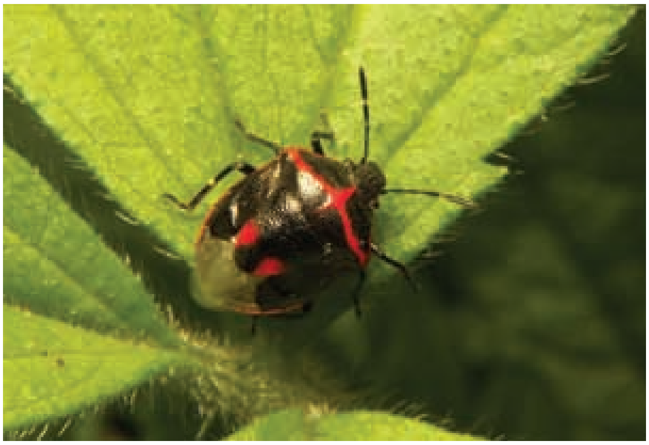


Figura 14.13 | La chinche (*Cosmopepla bimaculata*) descarga una secreción volátil desde un par de glándulas ubicadas en la espalda, que tienen el efecto de desalentar a los depredadores.

sidad del Estado de Illinois descubrieron que la secreción disuade la ingesta tanto en aves como en reptiles depredadores.

Muchos artrópodos poseen sustancias tóxicas, las que son adquiridas de las plantas que consumen y almacenan en sus propios cuerpos. Otros artrópodos y serpientes venenosas, ranas, y sapos sintetizan sus propios venenos.

Las especies presa han desarrollado otros mecanismos de defensa. La **coloración críptica** incluye colores y patrones que permiten que la presa se «mezcle» con el fondo. Algunos animales se encuentran protegidos por el color, y se mezclan con el fondo de su ambiente normal. Esta coloración protectora es común en peces, reptiles y muchas aves que hacen sus nidos en el suelo. La **semejanza a objetos** es común entre los insectos. Por ejemplo, los insectos palo (Phasmatidae) se asemejan a pequeñas ramas, y los insectos hoja (Pseudophyllinae) se asemejan a hojas. Algunos animales poseen marcas, las cuales intimidan a los potenciales depredadores, atrayendo su atención hacia otro punto o engañándolos e induciéndolos a atacar otra parte menos vulnerable del cuerpo. La **coloración destellante** se encuentra asociada con la coloración críptica. Algunas mariposas, saltamontes, aves y ungulados, tales como el ciervo de Virginia, muestran zonas coloreadas muy visibles cuando son molestados y huyen. La coloración destellante puede distraer y desorientar a los depredadores; o, como en el caso del ciervo de Virginia, puede servir como una señal para fomentar la cohesión del grupo cuando se enfrentan ante un depredador. Cuando los animales se calman, sus colores blancos o brillantes desaparecen y el animal se desvanece en su entorno.

Los animales que son tóxicos para sus depredadores o utilizan otro tipo de defensas químicas a menudo poseen una **coloración de advertencia**, o **aposematismo**: colores llamativos con patrones que pueden servir como una advertencia para los posibles depredadores. Las rayas blancas y negras de la mofeta, el anaranjado brillante de la mariposa monarca, y la coloración amarilla y negra de muchas abejas y avispas y algunas serpientes pueden sugerir peligro a los depredadores. Todos sus depredadores, sin embargo, deben haber tenido alguna experiencia desagradable previa con la presa para que de esta forma logren asociar el patrón de colores con el sabor desagradable o el dolor.

Algunos animales que comparten el hábitat con especies no comestibles a menudo evolucionan con una coloración que se asemeja o imita a la coloración de la especie tóxica. Este tipo de mimetismo se denomina **mimetismo Batesiano**, que debe su nombre al naturalista inglés H. E. Bates quien lo describió a partir de la observación de mariposas tropicales. Es una especie comestible que imita una especie no comestible, llamada modelo. Una vez que el depredador aprende a evitar al modelo, también evita a la especie que lo imita. De esta forma, la selección natural favorece a las características de las especies miméticas que se asemejan a aquellas de la especie modelo.

La mayor parte de los estudios relacionados con el mimetismo Batesiano se centra en mariposas; pero este mimetismo no es exclusivo de lepidopteros y otros invertebrados. Este mimetismo también ha evolucionado en serpientes que imitan a modelos venenosos y no venenosos. Por ejemplo, hacia el Este de Norteamérica, la serpiente falsa coral (*Lampropeltis triangulum*) imita a la serpiente coral oriental (*Micrurus fulvius*); hacia el Sudoeste de Norteamérica, la serpiente rey de montaña (*Lampropeltis pyromelana*) imita a la Serpiente coral del Oeste (*Micruroides euryxanthus*). El mimetismo no se limita a patrones de color. Algunas especies de serpientes no venenosas se mimetizan acústicamente con las serpientes de cascabel. La serpiente zorro (*Elaphe vulpina*) y la serpiente pino hacia el Este de Norteamérica, la serpiente toro de las Grandes Llanuras, la culebra ratonera de los estados del Pacífico y todas las subespecies de *Piyuophis melanoleucus*, hacen vibrar rápidamente sus colas en zonas frondosas para producir un sonido de cascabel.

Otro tipo de mimetismo se denomina **mimetismo Mulleriano**, nombrado como el zoólogo Alemán del siglo XIX Fritz Müller. En el mimetismo Mülleriano, muchas especies no comestibles o venenosas comparten un mismo patrón de colores. El mimetismo Mülleriano funciona porque el depredador sólo debe ser expuesto a una de estas especies para aprender que debe alejarse de todas las otras especies con el mismo patrón de color de advertencia. Las rayas negras y amarillas de los cuerpos de avispas sociales, avispas solitarias excavadoras, y orugas de mariposa cinnabar advierten a sus depredadores de que el organismo no es comestible. Son especies no relacionadas entre sí y que comparten un mismo patrón de colores que disuaden a sus depredadores.

Algunos animales emplean una **coraza protectora** para defenderse. Las almejas, los armadillos, las tortugas y numerosos escarabajos se recluyen en sus capas protectoras o caparazones cuando se aproxima el peligro. Los puercoespines, los equidnas, y los erizos poseen púas (pelos modificados) que ahuyentan a sus depredadores.

Otros animales utilizan **defensas conductuales** que incluyen una amplia variedad de comportamientos por especie presa que apuntan a evitar la detección, huir y advertir a otros de la presencia de depredadores. Los animales pueden cambiar su comportamiento de aprovisionamiento ante la presencia de depredadores, como en el ejemplo del carbonero sibilino y el herrerillo capuchino mencionados en la Apartado 14.8. Algunas especies dan una llamada de alarma cuando ven un depredador. Dado que las llamadas de alarma de tono elevado no son únicas de ninguna especie, una gran variedad de animales cercanos las reconocen. Las llamadas de alarma a menudo atraen a grandes cantidades de presas potenciales que atacan en grupo al depredador. Otras defensas conductuales incluyen exhibiciones de distracción, que son más comunes entre las aves. Desvían la atención del depredador sobre el nido o las crías y la dirigen hacia la madre.

Para algunas presas, vivir en grupos es la forma más sencilla de defensa. Los depredadores son menos propensos a atacar a un grupo concentrado de individuos. Al mantener un grupo fuerte y unido, las presas dificultan la obtención de víctimas por parte de cualquier depredador. La huída repentina y explosiva de un grupo puede confundir al depredador, el cual se torna incapaz de decidir a cuál individuo seguir.

Una forma más sutil de defensa es el momento de reproducción, de forma tal que la mayor parte de la descendencia sea producida en un período corto de tiempo. Como resultado, las presas son tan abundantes que el depredador sólo puede obtener una fracción de ellas, lo que permite que un porcentaje de las crías se escape y crezca hasta llegar a un tamaño menos vulnerable. Este fenómeno se denomina **saciedad del depredador**. Las cigarras periódicas (*Magicicada* spp.) emergen como adultas una vez cada 13 años en la parte Sur de su zona en Norteamérica y una vez cada 17 años en la parte Norte de su zona, y viven el tiempo restante como ninfas bajo la tierra. Aunque estas cigarras emergen sólo una vez cada 13 o 17 años, una población local emerge en algún lugar dentro de su área prácticamente todos los años. Cuando ocurre este resurgimiento, la densidad local de cigarras puede ser de millones de individuos por hectárea. La ecóloga Kathy Williams, de la Universidad del Estado de San Diego, y sus colegas pusieron a prueba la efectividad del fenómeno de saciedad del depredador durante el resurgimiento de cigarras periódicas en el Noroeste de Arkansas. Williams descubrió que las primeras cigarras que emergían a comienzos de mayo eran ingeridas por aves, pero que estos depredadores se saciaban rápidamente. Las aves consumieron del 15 al 40% de la población de cigarras en bajas densidades de cigarras pero sólo una pequeña proporción a medida que las cigarras aumentaban (Figura 14.14). Sus resultados demostraron que, de hecho, el resurgimiento sincronizado y explosivo de cigarras periódicas eran un ejemplo del fenómeno de saciedad del depredador.

Las defensas contra los depredadores que se han tratado anteriormente pueden ubicarse dentro de dos grandes clasificaciones: permanentes e inducidas. Las defensas permanentes o **defensas constitutivas** son características fijas del organismo, como la similitud con un objeto y la coloración de advertencia. Por el contrario, las defensas que son provocadas, o inducidas por la presencia o acción de los depredadores se denominan **defensas inducidas**. Las defensas conductuales son un ejemplo de defensas inducidas, como lo son las defensas químicas como las feromonas de alarma que, cuando se detectan, inducen reacciones de vuelo. Las defensas inducidas también pueden incluir cambios en la fisiología o en la morfología, representando una forma de plasticidad fenotípica (véase el Perfil de investigadores: Rick A, Relyea).

14.11 | Los depredadores han desarrollado tácticas de caza eficaces

Al igual que las presas han desarrollado formas de evitar a los depredadores, éstos han desarrollado mejores tácticas de caza: emboscada, acecho y persecución. La caza con emboscada implica el hecho de esperar a que se acerque la presa. Este método es típico de algunas ranas, tortugas, cocodrilos, lagartos y ciertos insectos. Aunque la caza con emboscada tiene pocas posibilidades de éxito, necesita una energía mínima. El acecho, técnica típica de las garzas y algunos gatos, es una forma de caza que implica un ataque rápido. El tiempo de búsqueda del depredador puede ser grande, pero el tiempo de persecución es mínimo. La táctica de la persecución, típica de muchos halcones, leones, lobos y murciélagos insectívoros, implica un tiempo de búsqueda mínimo debido a que el depredador generalmente conoce la ubicación de la presa, pero el tiempo de persecución generalmente es grande. Los depredadores que cazan al acecho son los que invierten más tiempo y energía

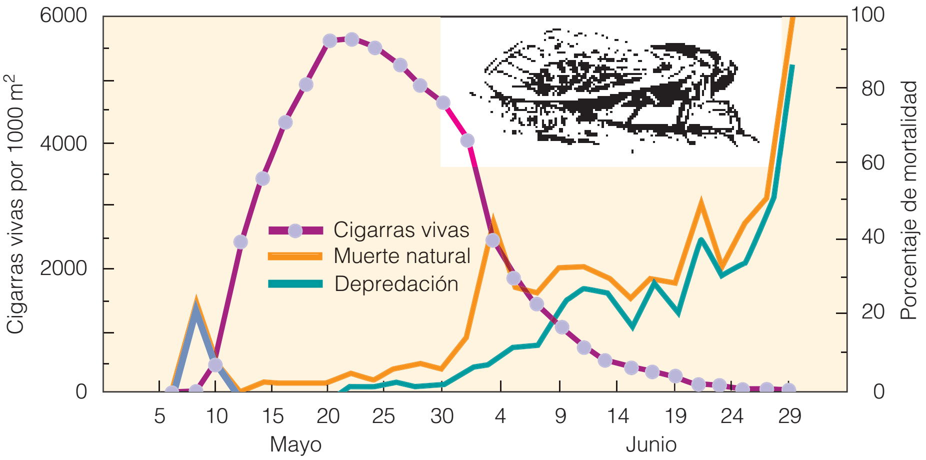


Figura 14.14 | Densidad de población diaria estimada de cigarras periódicas (*Magicicada*) en un sitio de estudio en Arkansas (eje *y* izquierda) y mortalidad diaria estimada debido a la depredación por las aves y por causas naturales (eje *y* derecha). La densidad máxima de cigarras se produjo alrededor de 24 de mayo y la depredación máxima ocurrió alrededor del 10 de junio. En el nivel máximo de la depredación la mayor parte de las cigarras ya habían salido y escapado de la depredación de las aves. (Adaptación de Williams y cols. 1993.)

Perfil de investigadores | Rick A. Relyea

Departamento de Ciencias biológias
Universidad de Pittburgh, Pittburgh, Pennsylvania

Durante mucho tiempo, los ecólogos han apreciado la influencia de la depredación en la selección natural. Los depredadores seleccionan a su presa basándose en su tamaño y forma y de ese modo funcionan como un método de selección natural que altera el rango de los fenotipos dentro de la población. Al realizar esta acción, los depredadores alteran la composición genética de la población (*pool* genético) que determina el rango de fenotipos en las generaciones futuras. Es a través de este proceso que las poblaciones de presas han seleccionado muchos de los mecanismos de defensa que se han analizado en el apartado 14.10 con los que hacen frente a los depredadores. Sin embargo, en los últimos años, los ecólogos han descubierto que los depredadores pueden tener una influencia mucho más amplia en las características de las especies de presas, lo que hace que éstas reduzcan su actividad (o se escondan) para evitar ser detectadas. Este cambio en el comportamiento de la presa puede reducir la actividad de aprovisionamiento, y a su vez, los cambios en el porcentaje de entrada de alimentos pueden influir en su crecimiento y desarrollo, lo que resultará en modificaciones en su morfología (tamaño y forma del cuerpo). Este cambio en el fenotipo del individuo presa, que es inducido por la presencia y actividad de los depredadores, se denomina *inducción* y representa una forma de plasticidad fenotípica (véase el Apartado 2.3). El descubrimiento de que los depredadores pueden influir en las características (fenotipo) de las especies presa a través de la selección natural y la inducción ha presentado una figura mucho más compleja en el rol de la depredación en el proceso evolutivo. Aunque los ecólogos han comenzado a comprender cómo la selección natural y la inducción funcionan de manera separada, es muy poco lo que se conoce acerca de la manera en que interactúan estos dos procesos para determinar el rango observado de fenotipos dentro de una población de presas. Sin embargo, gracias al trabajo del ecólogo Rick Relyea, este gráfico de la influencia de los depredadores en la variación fenotípica dentro de las poblaciones de presas se ha vuelto mucho más clara.

La investigación de Relyea utiliza un sistema experimental de depredador-presa que consta de renacuajos (presas) y libélulas (depredadores) para explorar de qué modo la presencia de los depredadores puede inducir cambios en el comportamiento y la morfología de la presa (Figura 1). Sus experimentos fueron realizados en piscinas portátiles que se construyeron para ser utilizadas como piscinas experimentales. En una serie de experimentos, Relyea exploró la naturaleza de los cambios inducidos en el comportamiento y la morfología de la presa (renacuajos de rana arborícola gris *Hyla versicolor*) al introducir depredadores enjaulados (larvas de libélulas, *Anax longipes*) en las lagunas experimentales. Los renacuajos pueden detectar químicos en el agua que son producidos por los depredadores, lo que permitió a Relyea simular la amenaza de la depredación e inducir cambios en los renacuajos, mientras que prevenía su depredación real. Al comparar las características de los renacuajos tanto en lagunas de control (sin depredador presente) y en las lagunas con el depredador enjaulado, pudo examinar la naturaleza de las respuestas inducidas por la presencia de depredadores.

Los resultados del experimento revelaron que la inducción mediante la entrada de químicos de depredadores causaba una alteración en el comportamiento de los renacuajos. Se volvieron menos activos ante la presencia de los depredadores (Figura 2). La actividad reducida hace que las presas sean menos propensas a encontrarse con depredadores y aumenta sus posibilidades de supervivencia. La presencia de depredadores también indujo un cambio en la morfología de los renacuajos, una forma de plasticidad fenotípica. Los renacuajos criados en

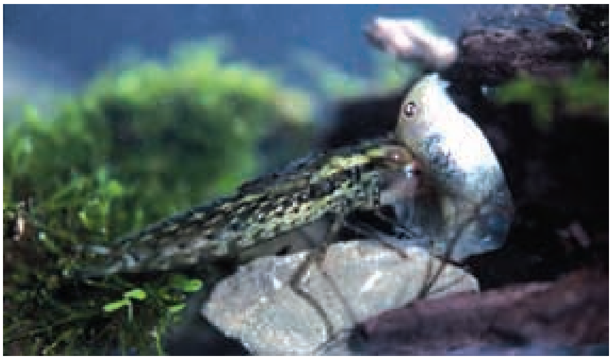


Figura 1 | Larva de libélula alimentándose del renacuajo.

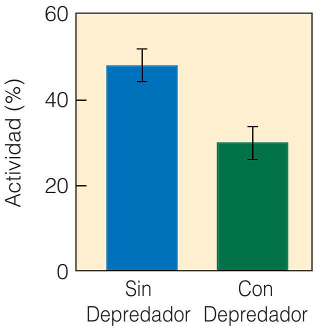


Figura 2 | Actividad del renacuajo de rana arborícola gris cuando se cría tanto en ausencia (barra verde) como en presencia (barra azul) de depredadores enjaulados. (Adaptación de Relyea 2002). Vaya a QUANTIFYIT! en **www.ecologyplace.com** para utilizar datos para calcular la desviación estándar.

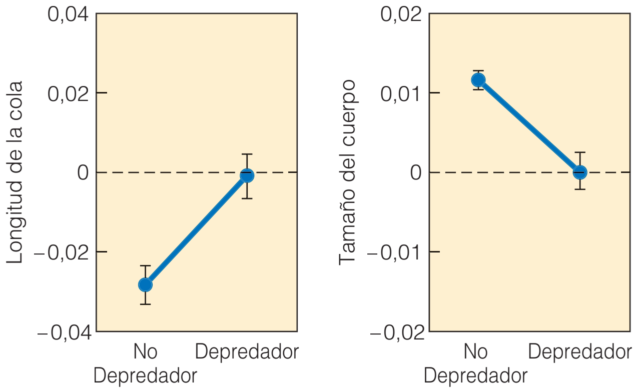


Figura 3 | Morfología relativa de los renacuajos de rana arborícola gris cuando se crían tanto en presencia como en ausencia de depredadores enjaulados. Todos los valores son relativos al promedio, con valores negativos por debajo y los valores positivos por encima del valor de la media de las características respectivas. (Adaptación de Relyea 2002.)

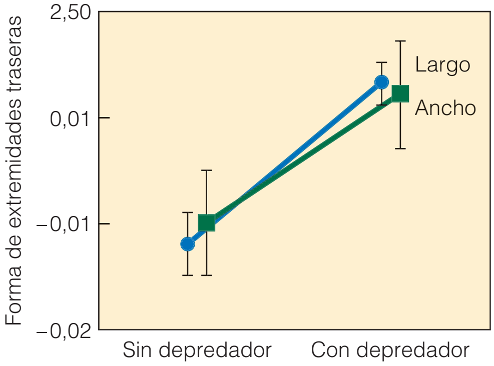


Figura 4 | Morfología relativa de la ranas de la madera adultas que se han desarrollado de renacuajos que fueron criados tanto en presencia como en ausencia de depredadores enjaulados. Todos los valores son relativos a la media (véase la Figura 3). (Adaptación de Relyea 2001.)

las lagunas experimentales en las que se presentaron depredadores tuvieron una mayor longitud en su cola y un cuerpo más corto en general que los individuos criados en ausencia de depredadores (lagunas de control) (Figura 3). Como detalle interesante, estudios previos habían mostrado que renacuajos con colas más largas y cuerpos más cortos se escapan mejor de las libélulas depredadoras que los renacuajos con la morfología opuesta, por lo tanto, las respuestas morfológicas inducidas que se observaron en el experimento de Relyea eran adaptativas; son una forma de plasticidad fenotípica que funciona para incrementar la supervivencia de cada renacuajo individual.

Los resultados del experimento mostraron claramente que los depredadores pueden inducir cambios en el fenotipo de sus presas y que los cambios inducidos son del mismo tipo que aquellos causados por la selección natural.

Los experimentos tratados anteriormente han dedicado su atención sólo a una etapa vital del desarrollo de la rana arborícola gris: la etapa larvaria (renacuajo). Pero ¿cómo podrían estos cambios de la morfología temprana afectar a otras características de su vida? Cuando los renacuajos se transforman en ranas adultas, poseen morfologías drásticamente diferentes y ocupan distintos hábitats. Para responder esta pregunta, Relyea dirigió un experimento para examinar cómo las diferencias en la morfología de los renacuajos de rana de la madera (*Rana sylvatica*) inducidas por las presencia de depredadores, subsecuentemente afectaban a la morfología de la rana adulta en su desarrollo.

En los experimentos anteriores, los renacuajos que se criaron con depredadores enjaulados desarrollaron colas relativamente más largas y tenían cuerpos más cortos, menor masa y mayores tiempos de desarrollo que los renacuajos criados sin depredadores. Las ranas adultas que surgieron de los renacuajos expuestos a los depredadores (y que manifestaron cambios inducidos durante la etapa larvaria) no mostraron diferencias de masa, pero desarrollaron extremidades traseras y delanteras más largas y cuerpos mas estrechos que los individuos surgidos de ambientes en donde había ausencia de depredadores (Figura 4). Estos resultados mostraron claramente que los cambios en las características tempranas inducidos por el depredador pueden de manera subsiguiente alterar los rasgos más tardíos del desarrollo. ●

Bibliografía

Relyea, R. 2001. The lasting effects of adaptive plasticity: predator-induced tadpoles become long-legged frogs. *Ecology* 82:1947-55.

Relyea, R. 2002a. The many faces of predation: how induction, selection, and thinning combine to alter prey phenotypes. *Ecology* 83:1953-64.

Relyea, R. 2002b. Local population differences in phenotypic plasticity: predator induced changes in wood frog tadpoles. *Ecological Monographs* 72:77-93.

1. La teoría predice que la plasticidad fenotípica debería desarrollarse cuando los fenotipos alternativos son favorecidos en diferentes ambientes, ¿Cómo se relaciona esta predicción con los patrones de la plasticidad fenotípica observada por Relyea? ¿Cuáles son los diferentes ambientes que pueden funcionar como una fuerza selectiva para reafirmar los beneficios de la plasticidad fenotípica?
2. En el experimento descrito anteriormente, los cambios inducidos en la morfología observados durante la etapa larvaria (renacuajos) han influido en la morfología de esos individuos en su etapa adulta. ¿Qué tipo de experimento podría determinar si esos cambios inducidos en el fenotipo influyen en la eficiencia de las ranas adultas?

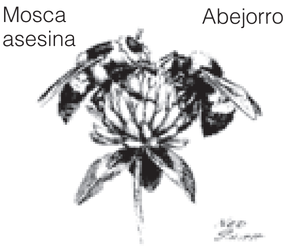


Figura 14.15 | Las moscas asesinas (*Laphria* spp.) ilustran el mimetismo agresivo. Se mimetizan con el abejorro (*Megabombus pennsylvanicus*) del que se alimentan.

para encontrar una presa. Los que utilizan la táctica de la persecución son los que pasan más tiempo capturando y manipulando la presa.

Los depredadores, al igual que sus presas, pueden utilizar una coloración críptica para mezclarse con el entorno o desdibujarse. Los depredadores utilizan el engaño para asemejarse a sus presas. Las moscas asesinas (*Laphria* spp.) imitan a los abejorros, sus presas (Figura 14.15). Las hembras de ciertas especies de luciérnagas imitan los destellos del apareamiento de otras especies, y atraen a los machos de esas especies, a los que rápidamente matan y comen. Los depredadores también pueden emplear venenos químicos como lo hacen las serpientes venenosas, escorpiones y arañas. Algunos depredadores pueden formar un grupo para atacar a una presa grande, como en el caso de los leones y lobos.

14.12 | Las presas de los herbívoros son las plantas

Aunque el término **depredador** se asocia típicamente a los animales que se alimentan de otros animales, el herbivorismo representa un tipo especial de depredación, debido a que no matan a las plantas de las que se alimentan. La fuente última de energía trófica para todos los heterótrofos es el carbono que se encuentra fijado a las plantas debido al proceso de fotosíntesis (véase el Capítulo 6), por lo tanto, las interacciones entre las plantas y los herbívoros representan un componente clave para todas las comunidades.

Si medimos la cantidad de biomasa que efectivamente comen los herbívoros, puede resultar pequeña, quizás entre el 6 y el 10 por ciento del total de biomasa presente en la comunidad de un bosque, o tan alta como de un 30 al 50 por ciento en las comunidades de las praderas. Sin embargo, en los años de mayor irrupción de insectos o en presencia de una gran abundancia de herbívoros de gran tamaño, el consumo es considerablemente mayor. Sin embargo, el consumo no es necesariamente la mejor medida de la importancia del herbivorismo dentro de una comunidad. El pastoreo puede tener un impacto más sutil tanto en plantas como en herbívoros.

La eliminación de tejido vegetal (hojas, corteza, ramas, raíces y savia) afecta a la capacidad de la planta para sobrevivir, aunque la planta puede no ser completamente destruida. La pérdida del follaje y la subsiguiente pérdida de raíces disminuyen la biomasa de la planta, disminuyen su vigor, la colocan en una desventaja competitiva con respecto a la vegetación circundante y disminuyen su esfuerzo reproductivo. Esto se observa especialmente en los estadios juveniles, cuando la planta es más vulnerable y menos competitiva con la vegetación circundante.

Una planta puede ser capaz de compensar la pérdida de las hojas al incrementar el proceso de fotosíntesis en las hojas que quedan. Sin embargo, puede verse afectada de manera adversa por la pérdida de nutrientes, según la edad de los tejidos que se le extraigan. Las hojas jóvenes son estructuras dependientes (importadoras y consumidoras de nutrientes) que extraen de las reservas que existen en las raíces y en otros tejidos vegetales. Los herbívoros que pastan, tanto vertebrados como invertebrados, con frecuencia se concentran en las hojas y brotes más jóvenes porque son más bajos en compuestos de carbono estructurales como la lignina, difíciles de digerir y que proporcionan poca o ninguna energía (véase el Apartado 20.4). Al alimentarse selectivamente de los tejidos más jóvenes, los animales que pastan extraen cantidades considerables de nutrientes de la planta.

Las plantas responden a la defoliación con una explosión de nuevos crecimientos que extraen nutrientes de las reservas que de otro modo se hubieran dedicado al desarrollo y a la reproducción. Por ejemplo, Anurag Agrawal, de la Universidad de Toronto, descubrió que el herbivorismo de los escarabajos del género *Tetraopes* spp. redujo la producción de frutos y la masa de las plantas de asclepias (*Asclepias* spp.) en un 20 al 30 por ciento.

Si la defoliación de los árboles es completa, como ocurre con frecuencia durante la irrupción de la mariposa lagarta (*Lymantria dispar*) y del gusano otoñal del cancro (*Alsophila pometaria*), las hojas que vuelven a crecer en el lugar, generalmente son bastante diferentes en lo que respecta a la forma. Generalmente son más pequeñas y el total de la zona de copa (área de las hojas) puede estar reducida entre un 30 y un 60 por ciento. Además, la planta utiliza las reservas almacenadas para mantener los tejidos vivos hasta que se forman nuevas hojas, lo que reduce las reservas que necesitará más tarde.

Las ramitas y los tejidos que han vuelto a crecer generalmente son inmaduros al comienzo de la temporada fría, lo que reduce su capacidad para tolerar las temperaturas invernales. Esos árboles debilitados son más vulnerables al ataque de los insectos y a las enfermedades. A diferencia de las especies caducifolias, la defoliación destruye a las especies de coníferas.

Los animales que ramonean, como los ciervos, conejos y ratones, se alimentan selectivamente de las puntas en crecimiento, blandas y ricas en nutrientes (meristemas apicales) de las plantas leñosas, las que generalmente resultan destruidas o sufren un cambio en su forma de desarrollo.

Los insectos que escarban como los escarabajos de la corteza, perforan este tejido y construyen galerías de huevos en la corteza interna. Además del daño a esta zona de la corteza ocasionado por la alimentación de las larvas y los ejemplares adultos, algunas especies de escarabajos de la corteza transportan e introducen un hongo de coloración azul en el tronco, que coloniza la savia del árbol e interrumpe el flujo de agua hacia la copa del árbol, lo que acelera su muerte.

Algunos herbívoros, como los pulgones, no consumen los tejidos directamente, sino que extraen los jugos de las plantas, especialmente de las hojas nuevas y de crecimiento. Los insectos chupadores de savia pueden disminuir el porcentaje de crecimiento y la biomasa de las plantas leñosas en un 25 por ciento.

Las hierbas tienen los meristemas, fuente de nuevos crecimientos, cerca del suelo. Como resultado, los animales herbívoros comen los tejidos más viejos antes que los tejidos más jóvenes, de elevada concentración de nutrientes. Por lo tanto, las hierbas generalmente son tolerantes al pastoreo y, hasta cierto punto, se benefician con él (véase Cuestiones de ecología: Pastoreo en el Oeste). La velocidad de fotosíntesis de las hojas disminuye con su edad. El pastoreo estimula la producción al quitar los tejidos viejos que realizan la fotosíntesis a una velocidad menor y al aumentar la disponibilidad de luz en las hojas jóvenes subyacentes. Algunas hierbas pueden mantener su vigor sólo bajo la presión del pastoreo, aunque la defoliación reduzca la reproducción sexual. Sin embargo, no todas las hierbas son tolerantes al pastoreo. Las especies con meristemas vulnerables u órganos de almacenamiento pueden ser rápidamente erradicadas bajo un pastoreo muy intenso.

14.13 | Las plantas se defienden de los herbívoros

La mayor parte de las plantas son sésiles; no pueden moverse. Por lo tanto, para evitar a los depredadores necesitan ciertas adaptaciones que desalienten a los herbívoros a elegirlas. El conjunto de características que las plantas emplean para disuadir a los herbívoros incluyen defensas estructurales y de otro tipo.

Las defensas estructurales, como las hojas peludas, espinas y púas, pueden funcionar desalentando su consumo y reduciendo, por lo tanto, la cantidad de tejidos que los herbívoros les extraen.

Para los herbívoros, es la calidad del alimento más que la cantidad lo que limita el suministro. Debido a los complejos procesos digestivos necesarios para asimilar la celulosa vegetal y convertir los tejidos vegetales en carne animal, es necesario un pastoreo de alta calidad, rico en nitrógeno (véase el Capítulo 7). Si el contenido de nutrientes de las plantas no es suficiente, los herbívoros pueden morir de inanición con el estómago lleno. Los alimentos de mala calidad son duros, leñosos, fibrosos y no digeribles. Los alimentos de buena calidad son jóvenes, blandos y verdes, o están almacenados en órganos como raíces, tubérculos y semillas. La mayor parte de los tejidos vegetales son de mala calidad y los herbívoros que deben vivir de tales recursos sufren una mortalidad elevada o el fracaso reproductivo.

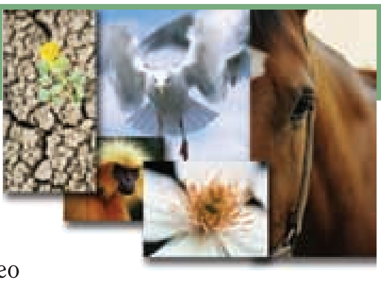
Las plantas contienen una variedad de sustancias químicas que no están incluidas en el metabolismo básico de las células vegetales. Muchos de estos compuestos, denominados compuestos secundarios, funcionan ya sea para reducir la capacidad de los herbívoros para digerir tejidos vegetales o para disuadirlos de alimentarse. Aunque estas sustancias químicas representan una sorprendente variedad de compuestos, pueden dividirse en tres clases principales según su estructura química: compuestos de base nitrogenada, terpenoides y fenoles. Las bases nitrogenadas incluyen a los alcaloides como la morfina, atropina, nicotina y cianuro. Los terpenoides (también denominados isoprenoides) incluyen una variedad de aceites esenciales, látex, y resinas vegetales (muchas especias y perfumes contienen terpenoides). Los fenoles son un tipo general de compuestos aromáticos (p. ej. contienen el anillo de benceno) que incluye los taninos y las ligninas.

Algunos compuestos secundarios son producidos por las plantas en grandes cantidades y se denominan inhibidores cuantitativos. Por ejemplo, los taninos y las resinas pueden construir hasta el 60 por ciento del peso seco de una hoja. Los robles y otras especies contienen taninos en las vacuolas de sus hojas, que se unen a las proteínas e inhiben su digestión por los herbívoros. Entre el 5 y el 35 por ciento del carbono que contienen las hojas de las plantas terrestres se encuentra en forma de lignina, moléculas complejas de carbono que los herbívoros no pueden digerir, lo que hace que el nitrógeno y otros nutrientes esenciales unidos a estos compuestos no estén disponibles para los herbívoros. Estos tipos de compuestos funcionan reduciendo la digestibilidad y por lo tanto la ganancia de energía potencial de los alimentos (véanse los Apartados 7.1 y 7.2).

Otros compuestos secundarios que funcionan como defensas contra los herbívoros están presentes en cantidades de pequeñas a diminutas, y se conocen como inhibidores cualitativos. Estos compuestos son tóxicos y con frecuencia hacen que los herbívoros eviten su consumo. Esta categoría de compuestos incluye los compuestos cianogénicos (cianuro) y alcaloides como la nicotina, cafeína, cocaína, morfina y mescalina, que interfieren en algunas vías metabólicas específicas de los procesos fisiológicos. Muchos de estos compuestos, como la piretrina, han llegado a ser una fuente importante para los pesticidas (véase Cuestiones de ecología: La guerra de los insectos).

Aunque los inhibidores cualitativos funcionan contra la mayoría de los herbívoros, algunos de ellos más especializados han desarrollado formas de abrir una brecha en estas

Cuestiones de ecología | **Pastoreo en el Oeste**



El pastoreo en las tierras del Oeste (véase el mapa de la Figura 28.20b) es un tema muy controvertido en la prensa popular y entre ambientalistas, gestores y ecólogos especialistas en herbáceas. Los ambientalistas ejercen presión para eliminar el pastoreo de ovejas y ganado en las tierras de pastoreo públicas. Argumentan que de esta forma se están destruyendo estos ecosistemas. Por otro lado, se encuentran los intereses de los rancheros y ganaderos que desean mantener o incluso incrementar el pastoreo en tierras públicas.

Este problema gira en torno a la idea de que las praderas, al ser segadas o pastadas, responden a esta pérdida de hojas aumentando su crecimiento, lo que se denomina sobrecompensación. (El césped se recupera al ser podado, esa es la razón por la cual se debe podar a menudo, especialmente cuando comienza la temporada de crecimiento.) La mayor parte de las pruebas experimentales que existen acerca de la sobrecompensación provienen de estudios que investigan de qué modo ciertas especies individuales de hierbas en zonas muy fértiles responden a la defoliación. Otras evidencias provienen de estudios a nivel de la comunidad de praderas africanas que son pastadas por una variedad de herbívoros nativos altamente móviles. Estudios de ambos niveles sugieren que el pastoreo moderado aumenta la productividad de muchas especies de pastos a un nivel mayor del que ocurre cuando no hay pastoreo (véase la Figura 1). Además, el pastoreo moderado bajo conducciones productivas impulsa la diversidad vegetal, mientras que en la ausencia de pastoreo, algunas especies dominan y otras desaparecen.

Algunos gestores y ganaderos malinterpretan o no comprenden la naturaleza de estos estudios. Han transformado el concepto de que el pastoreo puede beneficiar a las plantas y aumentar la productividad de las herbáceas en una política de área que promueve el sobrepastoreo de las herbáceas.

Dado que la mayor parte de las pruebas que confirman la teoría de la sobrecompensación provienen de sistemas

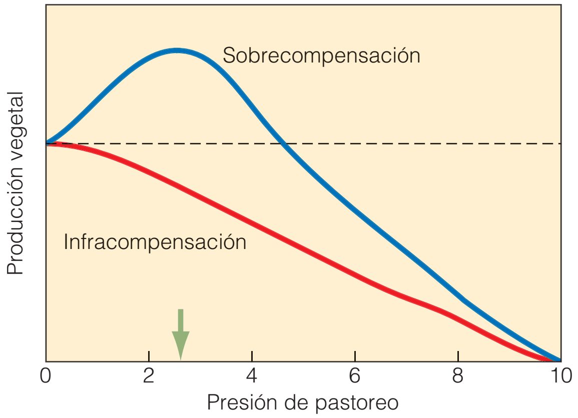


Figura 1.1 | Teoría de la sobrecompensación por pastoreo (línea azul). El pastoreo se postula como una práctica favorable para la producción de plantas hasta un nivel óptimo de presión de pastoreo (flecha verde). Esta hipótesis predice que la producción de plantas será menor cuando no haya pastoreo y que el pastoreo moderado aumentará el crecimiento y eficiencia de las plantas. La visión clásica de este fenómeno que se muestra en la línea roja, establece que las plantas no pueden reemplazar completamente los tejidos pastados. La línea punteada horizontal indica la compensación exacta de tejidos perdidos por la planta. (Adaptado de Belsky 1986 e ilustrado por Krebs 2001.)

defensas químicas. Algunos insectos pueden absorber o eliminar la toxicidad de las sustancias químicas. E incluso almacenan el veneno de las plantas para usarlo en su propia defensa, como la larva de la mariposa monarca, o en la producción de feromonas (señales químicas). Algunos escarabajos y ciertos tipos de oruga cortan las nervaduras de las hojas antes de alimentarse, deteniendo el flujo de las defensas químicas.

Algunas defensas de las plantas son constitutivas, como las defensas estructurales o los inhibidores cuantitativos (taninos, resinas o ligninas), proporcionado barreras intrínsecas físicas o biológicas contra el atacante. Otras son activas, inducidas por el herbívoro atacante. Estas respuestas inducidas pueden ser locales (en el lugar del ataque) o pueden extenderse sistemáticamente a través de toda la planta. Con frecuencia, estos dos tipos de defensas se utilizan en combinación. Las coníferas, por ejemplo, cuando son atacadas por el escarabajo de la corteza, que transmite un hongo infeccioso en su aparato bucal, liberan grandes cantidades de resinas (defensa constitutiva y cuantitativa) en los sitios atacados, que fluye hacia los atacantes y los sepulta. Mientras tanto, el árbol moviliza defensas inducidas contra el hongo patógeno, que el intruso ha depositado en el sitio de la lesión.

En otro tipo de interacción planta-insecto, se ha visto que algunas plantas piden ayuda, atrayendo a los depredadores de sus depredadores. Los artrópodos parásitos y deherbáceos altamente productivos, muchos ecólogos especialistas en herbáceas y gestores cuestionan si este concepto puede aplicarse a tierras de pastoreo áridas o semiáridas. La sobrecompensación puede no ocurrir en estas tierras menos productivas, en donde los recursos son limitados y no existe una alta densidad de plantas. Algunos estudios de sistemas de pastoreo en zonas semiáridas demuestran que el pastoreo a menudo daña las plantas.

Algunos ecólogos señalan que el pastoreo influye a varios niveles; en las plantas individuales, en las poblaciones, y en las comunidades. Las poblaciones de muchas especies de herbáceas responden directa e indirectamente al pastoreo. Las respuestas directas a la defoliación incluyen la supervivencia, la fecundidad y el crecimiento. Las respuestas indirectas incluyen cambios en la competencia entre plantas y en las condiciones microclimáticas que rodean a las plantas individuales. Las especies que responden de forma positiva al pastoreo desaparecerían si este cesara. Las plantas menos deseables para los animales de pastoreo pueden convertirse en plantas dominantes si las especies comestibles son consumidas en exceso. Los tipos de herbívoros también influyen en la respuesta de las plantas. El pastoreo de la oveja, que es realizado cerca del suelo, tiene un efecto diferente al del ganado vacuno, que corta las hojas a una altura mayor del suelo. A un nivel de ecosistema, el pastoreo puede cambiar la estructura y la composición de las plantas en las tierras de pastoreo, redistribuir nutrientes con el excremento y provocar erosión. El pastoreo en exceso en tierras áridas y semiáridas puede hacer que el pasto sea reemplazado por vegetación leñosa.

A partir de este debate, debemos aprender a ser cautos. No debemos extrapolar los descubrimientos logrados a través del estudio de una especie o una comunidad a otras especies y otras comunidades. Los resultados obtenidos en el laboratorio y en experimentos de campo controlados pocas veces pueden ser aplicados directamente a ecosistemas naturales. La teoría de la sobrecompensación se aplica mayormente pastos gestionados, dominados por una única especie (o algunas pocas), y son normalmente fertilizados; y no es aplicable en sistemas áridos o semiáridos que caracterizan las tierras de pastoreo públicas del Oeste de los Estados Unidos. Se aplica a sistemas que evolucionaron bajo la influencia de herbívoros grandes, poco abundantes y migradores, y no bajo la influencia de manadas de ganado y ovejas, sedentarias y de gran densidad.

El debate también puntualiza la necesidad de una mejor comunicación entre los ecólogos y la gente que utiliza la tierra. Los ecólogos deberían indicar claramente las limitaciones de sus descubrimientos e indicar formas en las que estos descubrimientos pueden aplicarse correctamente en el manejo de la tierra. Se requiere una mejor combinación de investigación agrícola e investigación ecológica en aquellas áreas en las que los descubrimientos de ambas inciden en el manejo de ecosistemas naturales. ●

1. Si quisiera probar la validez de la hipótesis de crecimiento compensatorio para un área de pastoreo, ¿qué tipo de experimento llevaría a cabo? Piense en un diseño experimental simple con pastoreo de ganado.
2. ¿Cómo podría la utilización de fertilizantes en prados afectar la relación entre pastoreo y productividad, como se muestra en la Figura 1?

predadores evitan que las plantas sufran un daño grave destruyendo a los herbívoros que se alimentan de ellas. Algunos estudios recientes han demostrado que una variedad de especies vegetales, cuando reciben un daño de un herbívoro, emiten señales químicas que guían a los enemigos naturales hacia esos herbívoros. Es improbable que las plantas dañadas por los herbívoros iniciaran la producción de sustancias químicas sólo para atraer a los depredadores. El papel de la señalización probablemente haya evolucionado de manera secundaria a partir de la respuesta de las plantas, que producían toxinas y elementos disuasorios contra los herbívoros. Por ejemplo, en algunos estudios controlados de laboratorio, Ted Turlings y James Tumlinson, investigadores del *Agricultural Research Service* (Servicio de Investigaciones Agrícolas) del Ministerio de Agricultura de los Estados Unidos, descubrieron que los plantones de maíz atacados por orugas liberan varios compuestos terpenoides volátiles y, como resultado, se vuelven altamente atractivos para las avispas parasitoides que atacan a los herbívoros. Los resultados de estos experimentos demostraron que las emisiones inducidas de compuestos volátiles no están limitadas al sitio de la lesión, sino que se producen en toda la planta. La liberación sistemática de sustancias volátiles de los plantones de maíz dañados da como resultado un incremento significativo en la aparición de avispas parasitoides *Cotesia marginiventris*.

Se han propuesto varias hipótesis para explicar por qué las plantas difieren en los tipos de defensa que han desarrollado para evitar a los herbívoros. Una característica común a todas estas hipótesis es el compromiso entre los costes y los beneficios de la defensa. El coste de la defensa en la desviación de la energía y los nutrientes desde otras necesidades debe ser compensada por los beneficios de evitar la depredación.

14.14 | Las plantas, los herbívoros y los carnívoros interactúan entre ellos

En nuestro estudio hasta aquí, hemos analizado el herbivorismo de las plantas y el carnivorismo de los animales como dos temas separados, relacionados sólo por el tema de la depredación.

Sin embargo, es importante la relación entre estos. Las plantas son consumidas por los herbívoros, los que a su vez son consumidos por los carnívoros. Como tal, en realidad no podemos comprender un sistema herbívoro-carnívoro sin entender la relación depredador-herbívoro. Los tres tipos de especies están interrelacionados. Los ecólogos comienzan a comprender estas tres formas de relación.

Un caso clásico es la interacción en tres niveles de las plantas, la liebre americana (*Lepus americanus*) y sus depredadores, el lince (*Felis lynx*), el coyote (*Canis latrans*) y el búho cornudo americano (*Bubo virginianus*) (Figura 14.16). La liebre americana habita en los bosques de las altas latitudes de Norteamérica. En invierno, se alimenta de las yemas de las coníferas y de las ramitas de los álamos, alisos y sauces que se denominan *ramones*. Los ramones son principalmente ramas pequeñas y brotes jóvenes ricos en nutrientes. La interacción liebre-vegetación se vuelve crítica cuando la cantidad de ramones disminuye por debajo de los que se necesitan para abastecer a la población durante el invierno (aproximadamente 300 g por individuo por día). El ramoneo excesivo durante los períodos en que la población de liebres es elevada, reduce el crecimiento leñoso futuro, ocasionando escasez de alimentos.

La escasez y la mala calidad de los alimentos llevan a la desnutrición, a la infección por parásitos y al estrés crónico de las liebres. Estas condiciones, junto a las bajas temperaturas invernales, las debilitan, reduciendo la reproducción y haciéndolas extremadamente vulnerables a la depredación. La depredación intensa causa una rápida disminución en el número de liebres. Al afrontar ahora su propia escasez de alimentos, los depredadores fracasan en su reproducción y la población disminuye. Mientras tanto, liberadas de la presión del ramoneo que les ocasionan las liebres, las plantas recuperan su desarrollo. Con el paso del tiempo, con la creciente abundancia de alimentos para el invierno junto con la disminución de la presión por depredación, la población de liebres comienza a recuperarse, comenzando un nuevo ciclo. De ese modo, la interacción entre los depredadores y el suministro de alimentos (las plantas) ocasiona el ciclo de las liebres y, a su vez, el ciclo de las liebres impacta en la dinámica de la población de sus depredadores.

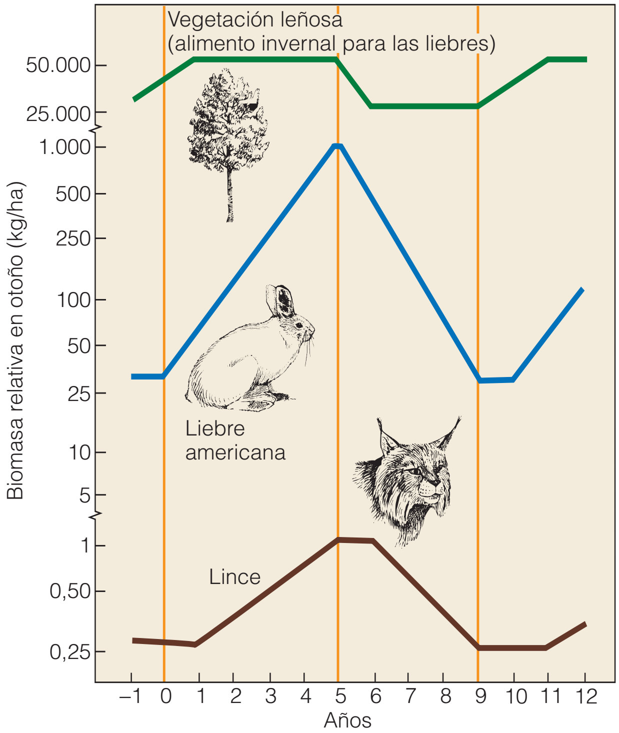


Figura 14.16 | **Las interacción en tres niveles de la vegetación leñosa, la liebre americana y el lince. Nótese el intervalo entre los ciclos de las tres poblaciones.** (Adaptación de Keith y cols. 1974.)

14.15 | Los depredadores influyen en la dinámica de las presas a través de efectos letales y no letales

Como hemos visto en los apartados anteriores, la capacidad de los depredadores para inhibir las poblaciones de presas ha sido bien documentada. Los depredadores pueden reducir las poblaciones de presas a través del consumo; es decir, la reducción del desarrollo de la población de presas a través de la muerte y el consumo de los individuos. Sin embargo, además de de ser causa de mortalidad, los depredadores también pueden ocasionar modificaciones en las características de las presas, al inducir respuestas de defensa en su morfología, fisiología o comportamiento (véase Perfil de investigadores: Rick A. Relyea). Las respuestas de defensa inducidas por el depredador pueden ayudar a las presas a evitar ser consumidas, pero generalmente conllevan un coste. Por ejemplo, los individuos que son presas pueden perder oportunidades de alimentarse al evitar hábitats preferidos que puedan implicar un riesgo, como en el ejemplo de aprovisionamiento del carbonero sibilino y el herrerillo capuchino que se ha presentado en el Apartado 14.8. La reducción de las actividades de las presas en presencia de los depredadores puede funcionar para reducir el tiempo de aprovisionamiento, la ingesta de alimentos, y la consiguiente demora en el crecimiento y el desarrollo. Una demostración convincente de los costes a largo plazo de la conducta antidepredadora proviene del estudio de los insectos acuáticos que no se alimentan durante la etapa adulta de su vida, como las efímeras (Ephemeroptera). Estos insectos son ideales para identificar los costes, debido a que la eficiencia del adulto es una función de las reservas de energía que desarrollan durante el estadio larvario. Por lo tanto, ha sido posible demostrar que una marcada disminución en la actividad de alimentación en las larvas de las efímeras en presencia de los depredadores, conduce a una disminución en el crecimiento y el desarrollo, lo que en última instancia se traduce en adultos más pequeños que producen menos huevos (Figura 14.17).

Las respuestas de defensa inducidas por el depredador tienen el potencial para influir en muchos aspectos de la regulación y la dinámica de la población de presas, dadas las consecuencias reproductivas negativas de una conducta antidepredadora. Sin embargo, traducir las decisiones conductuales en consecuencias en el nivel de población, puede ser difícil. Pero los trabajos de investigación realizados por Eric Nelson y sus colegas en la Universidad de California, en Davis, han demostrado claramente el ejemplo de la reducción del crecimiento en la población de presas como resultado de las modificaciones inducidos por el depredador en el comportamiento de la presa. Nelson y sus colaboradores estudiaron las interacciones entre algunos herbívoros y los insectos depredadores en los campos de alfalfa (*Medicago sativa*). El pulgón verde de la alfalfa (*Acyrthosiphon pisum*) se alimenta insertando sus partes bucales en el floema de la alfalfa y se reproducen por partenogénesis (véase el Apartado 8.1) a una velocidad de entre 4 a 10 descendientes por día. Un séquito de enemigos naturales atacan a los pulgones, entre los que se incluyen la chinche damisela (*Nabis spp*.). Los pulgones responden a la presencia de los depredadores interrumpiendo su alimentación y apartándose del depredador o cayéndose de la planta. Los costes sufridos por el pulgón como consecuencia de su conducta defensiva pueden incluir un aumento de la mortalidad o una reducción de la reproducción.

La chinche damisela se alimenta perforando a los pulgones con una larga probóscide e ingiriendo el contenido del cuerpo. Por lo tanto, ejerce influencia en la presa de dos modos: directamente consumiendo al pulgón y de manera secundaria perturbando su alimentación. En una serie de experimentos controlados, Nelson pudo distinguir entre los efectos de estos dos tipos de influencia, mediante la extirpación quirúrgica de las partes bucales (probóscides) de algunas chinches damisela (y, por lo tanto, dejándolas imposibilitadas para matar y alimentarse de los pulgones). Al exponer a los pulgones a estas chinches damisela, los investigadores pudieron demostrar la capacidad de los depredadores de interrumpir el desarrollo de la población de pulgones sólo a través de mecanismos conductuales. La mayor reducción en el desarrollo de la población de pulgones fue causada por depredadores normales que pudieron tanto perturbar como consumir a los pulgones, pero el desarrollo de la población de pulgones también estuvo reducida en gran medida por los depredadores no consumidores (Figura 24.18). Estos experimentos de campo han

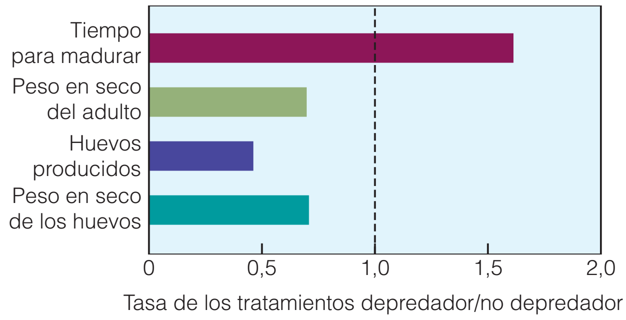


Figura 14.17 | Consecuencias de la actividad reducida de las efímeras (*Baetis tricaudatus*). Para cada medida (tiempo para madurar, peso en seco de los adultos, número de huevos producidos, y peso en seco de los huevos), se da la tasa (eje *x*) de su valor promedio en presencia de los depredadores (peces) en relación a aquella en ausencia de los depredadores. Una tasa menor a 1.0 representa un valor promedio reducido en presencia de depredadores, mientras que los valores mayores a 1.0 representan un valor promedio mayor en presencia de los depredadores. (Adaptación de Scrimgeour y Culp 1994, ilustrado en Lima 1998.)

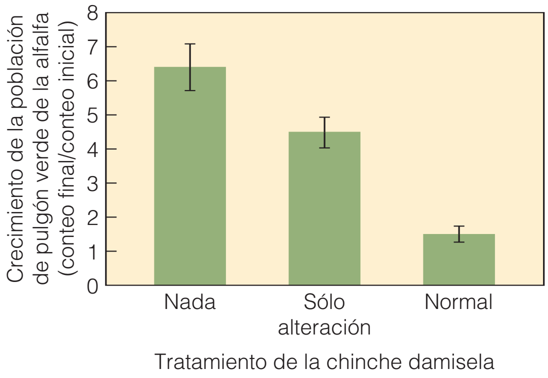


Figura 14.18 | Índice de crecimiento de la población per capita (eje *x*: media ±1 error estándar) del pulgón verde de la alfalfa en jaulas de campo que contenía ya sea chinches damisela no depredadoras (nada), chinches damisela con probóscide extirpada (sólo alteración) y chinches damisela normales (normal). (Adaptación de Nelson y cols, 2004). Véase QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para realizar intervalos de confianza y pruebas t.

demostrado claramente que los depredadores reducen el desarrollo de la población en parte a través de las modificaciones inducidas por el depredador en el comportamiento de la presa, así como a través del consumo de los individuos que son presa.

Como hemos visto en los anteriores apartados, la relación entre un depredador y su presa está influida por un conjunto de adaptaciones conductuales, morfológicas y fisiológicas específicas que hacen difícil generalizar acerca de la influencia de la depredación en las poblaciones de presas.

No obstante, numerosos estudios de laboratorio y de campo ofrecen pruebas convincentes de que los depredadores pueden modificar significativamente la abundancia de presas. Mientras la influencia de la competencia en la estructura de la comunidad es de algún modo oscura, la influencia de la depredación es más demostrable. Debido a que todos los heterótrofos obtienen su energía y nutrientes del consumo de otros organismos, la influencia de la depredación puede ser más fácilmente observada a través de una comunidad. Como veremos en los Capítulos 16 y 17, la influencia directa de la depredación en la densidad de la población de especies que son presas puede tener el impacto adicional de influir en las interacciones entre las especies presa, particularmente las relaciones competitivas.

Resumen

Formas de depredación (14.1)

La depredación se define en general como el consumo de todo o parte de un organismo vivo por otro. Las formas de depredación incluyen el carnivorismo, el parasitismo, el canibalismo y el herbivorismo.

Modelo de depredación (14.2)

Un modelo matemático que relaciona las dos poblaciones a través de los procesos de nacimiento y muerte puede describir las interacciones entre el depredador y la presa. La depredación representa una fuente de mortalidad para la población presa, mientras la reproducción de una población de depredadores se relaciona con el consumo de la presa.

Regulación mutua de la población (14.3)

Los modelos de interacción depredador-presa predicen las oscilaciones en las poblaciones de depredadores y presas, con las poblaciones de depredadores rezagadas detrás de las poblaciones de presas. Los resultados de los modelos suponen la regulación mutua de las poblaciones de depredadores y presas.

Respuesta funcional (14.4)

La interacción entre el depredador y la presa implica una respuesta funcional y una respuesta numérica. La respuesta funcional es aquella en la que el número de presas afectadas aumenta según la densidad de las presas. Hay tres tipos de respuesta funcional. En el tipo I, el número de presas afectadas aumenta de un modo lineal. En el tipo II, el número de presas afectadas aumenta a un ritmo decreciente hacia un valor máximo. En el tipo III, el número de presas afectadas aumenta de un modo sigmoidal a medida que la densidad de presas aumenta. Sólo el tipo III es importante como mecanismo de regulación de la población.

Respuesta numérica (14.5)

Una respuesta numérica es el incremento de depredadores debido a un aumento del suministro de alimentos. La respuesta numérica puede incluir una respuesta global; la llegada de los depredadores a una zona rica en alimentos. Pero lo más importante, una respuesta numérica incluye un cambio en el ritmo de crecimiento de la población de depredadores a través de cambios en la fecundidad.

Aprovisionamiento óptimo (14.6)

Un concepto fundamental en el estudio de la depredación es el concepto de aprovisionamiento óptimo. Esta aproximación a la comprensión de la conducta de aprovisionamiento de los animales supone que la selección natural debería favorecer a los buscadores de provisiones más «eficientes»: individuos que maximizan su energía o su ingesta de energía o nutrientes por unidad de esfuerzo. Las decisiones se basan en la relativa rentabilidad de los distintos tipos de presas, definida como la energía que se obtiene por unidad de tiempo de procesamiento. Una dieta óptima incluye el tamaño más eficiente de presa para procesar y producir energía neta.

El aprovisionamiento en un ambiente heterogéneo (14.7)

El aprovisionamiento óptimo concentra la actividad en la mayor parte de las áreas rentables. Cuando un depredador reduce el alimento de un área al promedio del área como un todo, abandona esa zona por una más rentable. La cantidad de tiempo que un depredador pasa aprovisionándose en una zona está determinado tanto por el tiempo requerido para viajar a la zona, como por la calidad de la zona en términos de densidad de presas.

Conducta de aprovisionamiento y riesgo de depredación (14.8)

La mayor parte de los depredadores también son presa de otras especies de depredadores, y por lo tanto, enfrentan el riesgo de depredación mientras realizan sus actividades rutinarias, tales como el aprovisionamiento. Si los depredadores están en los alrededores, puede ser una ventaja para los que buscan aprovisionamiento no visitar las zonas más rentables pero proclives a la presencida de depredadores y mantenerse en una parte del hábitat menos rentable pero más segura.

Coevolución del depredador y la prensa (14.9)

Las especies presa desarrollan características para evitar ser capturadas por los depredadores. Los depredadores han desarrollado estrategias propias que les permiten superar esas defensas. Este proceso representa una coevolución del depredador y su presa, donde cada uno funciona como un agente de selección natural sobre el otro.

Defensas del depredador (14.10)

Las defensas químicas de los animales suelen ser en forma de secreciones tóxicas o desagradables que repelen, advierten o inhiben a los atacantes. La coloración críptica y los patrones conductuales permiten a la presa evitar ser detectada. La coloración de advertencia indica que la presa no es apetecible. Algunas especies apetecibles se mimetizan con otras no apetecibles para su protección. Algunas presas se defienden con armaduras y el uso agresivo de armas. Las alarmas y la distracción ayudan a otras. Otra forma de defensa es la saciedad del depredador. Algunas especies de presas producen tantos descendientes cada vez que los depredadores pueden consumir sólo una fracción de ellos. Las defensas contra el depredador pueden clasificarse en permanentes o inducidas.

La evolución del depredador (14.11)

Los depredadores han desarrollado diferentes métodos de caza, entre los que se incluyen la emboscada, el acecho y la persecución. Los depredadores también emplean coloraciones crípticas para ocultarse y el mimetismo agresivo, por la que imitan la apariencia de la presa.

Herbivorismo (14.12)

El herbivorismo es una forma de depredación. La cantidad de biomasa vegetal realmente consumida por los herbívoros varía entre las diferentes comunidades. Las plantas responden a la defoliación con un rebrote de nuevos crecimientos, lo que disminuye sus reservas de nutrientes. Esa disminución puede debilitarlas, especialmente a las leñosas, haciéndolas más vulnerables a los insectos y a las enfermedades. El pastoreo moderado puede estimular el crecimiento de las hojas de las hierbas hasta cierto punto. Al extraer las hojas viejas que son menos activas en la fotosíntesis, el pastoreo estimula el desarrollo de hojas nuevas.

Las defensas de los herbívoros (14.13)

Las plantas afectan a los herbívoros denegándoles los alimentos apetecibles o digeribles, o produciendo sustancias tóxicas que interfieren en su desarrollo y reproducción. Ciertos herbívoros especializados pueden derribar las defensas químicas. Ellos le quitan toxicidad a las secreciones, bloquean su flujo o las incorporan en sus propios tejidos como defensa contra los depredadores. Las defensas pueden ser permanentes (constitutivas) o inducidas por los daños que han sufrido los herbívoros.

Sistemas vegetación-herbívoro-carnívoro (14.14)

Los sistemas planta-herbívoro y herbívoro-carnívoro están muy relacionados. Un ejemplo de interacción de alimentación en tres niveles es el ciclo de la vegetación, las liebres y sus depredadores. Las liebres desnutridas caen pronto ante los depredadores. La recuperación de las liebres sigue a la recuperación de las plantas y la disminución de los depredadores.

Influencias letales y no letales (14.15)

Además de influir directamente en la población de presas a través de la mortalidad los depredadores también pueden ocasionar modificaciones en las características de las presas, induciendo respuestas de defensa en su morfología, fisiología o comportamiento. La actividad reducida de las presas en presencia de los depredadores puede funcionan reduciendo el tiempo de aprovisionamiento, la ingesta de alimentos y subsecuentemente la demora en el crecimiento y el desarrollo. El resultado neto puede ser una reducción en el ritmo de desarrollo de la población de presas.

Preguntas de estudio

1. El modelo de Lotka-Volterra de dinámica del depredador-presa indica un control mutuo entre las poblaciones de depredadores y de presas que da como resultado oscilaciones en las dos poblaciones a través del tiempo (véase la Figura 14.2) ¿Por qué la población de depredadores queda rezagada detrás de la población de presas).
2. ¿Qué es una respuesta funcional en la depredación? ¿Qué componente del modelo de Lotka-Volterra de dinámica de la relación depredador-presa presentado en el Apartado 14.2 representa la respuesta funcional?
3. Diferencie entre respuesta funcional tipo I, tipo II y tipo III. ¿Qué tipo de respuesta funcional se incluye en el modelo de Lotka-Volterra de dinámica de la relación depredador-presa presentado en el Apartado 14.2?
4. En la mitología Hindú, Brahma creó una criatura grande y monstruosa que creció tan rápidamente que devoró todo a su paso. En realidad, los depredadores son mucho más selectivos con respecto a lo que comen. ¿Qué factores parecen ser importantes en la determinación de lo que un depredador selecciona para comer entre un posible conjunto de presas potenciales?

5. La teoría del aprovisionamiento óptimo indica que un depredador seleccionará entre posibles presas basándose en su relativa rentabilidad (energía ganada por unidad de energía empleada). ¿Considera usted que los depredadores evalúan directamente la rentabilidad de la presa antes de seleccionar o descartar una presa posible? En caso contrario, ¿cómo podría evolucionar una estrategia de aprovisionamiento?
6. ¿Qué es la respuesta numérica? ¿Qué términos del modelo de la dinámica de predador-presa de Lotka-Volterra presentados en el Apartado 14.2 relacionan la respuesta numérica de los depredadores hacia la presa?
7. ¿De qué modo pueden los depredadores funcionar como agentes de selección natural entre las poblaciones de presas?
8. ¿Cuáles son las defensas contra el depredador permanentes y cuáles son las inducidas? Ponga un ejemplo de cada una, tanto en plantas como en animales.
9. ¿De qué modo puede una presa funcionar como agente de selección natural en las poblaciones de depredadores?

Bibliografía adicional

Hay, M. E. 1991. Marine-terrestrial contrasts in the ecology of plant chemical defenses against herbivores. *Trends in Ecology and Evolution* 6:362-5.

Este artículo de revisión ofrece una excelente perspectiva de las defensas químicas de las plantas, y también contrasta las diferencias entre las defensas químicas de las plantas que han evolucionado en las especies vegetales terrestres y acuáticas. Ofrece una comparación excelente en las diferentes limitaciones impuestas por las plantas en esos dos ambientes y de qué modo las adaptaciones al ambiente abiótico limitan la adaptación de las defensas vegetales.

Krebs, C. J., R. Boonstra, S. Boutin, and A. R. E. Sinclair. 2001. What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *Bioscience* 51:25-35.

Un artículo excelente y fácil de leer de los factores involucrados en el ciclo depredador-presa estudiados en el apartado 14.14

O'Donoghue, M., S. Boutin, C. J. Krebs, and E. J. Hofer. 1997. Numerical responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Oikos* 80:150-62.

Otro artículo excelente que estudia el ciclo depredador-presa de la liebre americana y el lince que se estudia en el capítulo.

O'Donoghue, M., S. Boutin, C. J. Krebs, G. Zuleta, D. Murray, and E. J. Hofer. 1998. Functional responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Ecology* 79:1193-1208.

Un artículo similar a la referencia anterior.

Tollrian, R. and C. D. Harvell. 1999. *The ecology and evolution of inducible defenses.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Una revisión amplia y excelente de las defensas que muestran las especies presas (tanto plantas como animales) que son inducidas por la presencia y la actividad de los depredadores. El texto ofrece múltiples ejemplos ilustrados de reciente investigación en la creciente área de la coevolución entre el depredador y la presa

Williams, K., K. G. Smith, and F. M. Steven. 1993. Emergente of the 13-year periodic cicada: Phenology, mortality, and predator satiation. Ecology 74:1143-52.

Un ejemplo de las consecuencias de la saciedad del depredador en la respuesta funcional de los depredadores.

Capítulo 15 | Parasitismo y mutualismo

15.1 Los parásitos captan recursos de los organismos hospedadores
15.2 Los hospedadores proporcionan diferentes hábitats para los parásitos
15.3 Existe la transmisión directa entre organismos hospedadores
15.4 La transmisión entre hospedadores implica un vector intermediario
15.5 Diversos hospedadores y estadios participan en la transmisión
15.6 Los hospedadores responden frente a las invasiones parasitarias
15.7 Los parásitos afectan a la supervivencia y reproducción del hospedador
15.8 Los parásitos regulan las poblaciones de hospedadores
15.9 El parasitismo puede convertirse en una relación positiva
15.10 Los mutualismos simbióticos participan en la transferencia de nutrientes
15.11 Algunos mutualismos simbióticos son defensivos
15.12 Los mutualismos pueden ser asimbióticos
15.13 Los mutualismos suelen ser necesarios para la polinización
15.14 Los mutualismos participan en la dispersión de semillas
15.15 El mutualismo puede afectar a la dinámica poblacional

En el análisis de las interacciones depredador-presa del Capítulo 14, se examinó el concepto de coevolución, la evolución de una especie en respuesta a la interacción con otra. Si bien las presas han desarrollado medios de defensa contra los depredadores, éstos han encontrado maneras de hacer frente a esas defensas: se trata de un «juego» evolutivo de adaptación y contraadaptación. El proceso de coevolución se observa más claramente en las interacciones entre parásitos y hospedadores. Los parásitos dependen o habitan en el organismo hospedador durante un determinado período de su vida, es una relación denominada simbiosis (del griego *sym*, «juntos» y *bios*, «vida»). La **simbiosis**, definida por el eminente biólogo evolutivo Lynn Margulis, es la «asociación íntima y prolongada entre dos o más organismos de diferentes especies.» En el caso de la relación parasitaria, el organismo hospedador constituye no sólo el hábitat, sino también la fuente de alimento del parásito. Desde el punto de vista de éste último, se trata de una relación forzosa: necesita del organismo hospedador para sobrevivir y reproducirse. En respuesta a los parásitos, las especies hospedadoras han desarrollado diversos mecanismos de defensa con el fin de minimizar el impacto negativo ocasionado por la presencia del mismo.

15.1 | Los parásitos captan recursos de los organismos hospedadores

El parasitismo es una relación entre dos organismos que conviven (simbiosis), en la que uno obtiene nutrientes a expensas del otro. Los parásitos, desde un punto de vista estricto, captan nutrientes de los tejidos del organismo en el cual habitan, denominado hospedador. Habitualmente, los parásitos no matan a los hospedadores como suelen hacer los depredadores, aunque es posible que el hospedador muera a causa de una infección secundaria o sufra un desarrollo atrofiado, escualidez o esterilidad. La categoría general de parásitos consiste en un amplio rango de organismos, incluyendo virus, bacterias, protistas, hongos, plantas y un conjunto de invertebrados, entre ellos los artrópodos. Una fuerte carga de parásitos se denomina **infección** y, como resultado de ella, se produce una **enfermedad**.

Los parásitos se diferencian por tamaño. Desde el punto de vista ecológico, se clasifican en microparásitos y macroparásitos. Los **microparásitos** incluyen virus, bacterias y protozoos. Se caracterizan por un tamaño pequeño y un breve intervalo intergeneracional. Se desarrollan y se multiplican en el hospedador con rapidez y constituyen la clase de parásitos que habitualmente se relaciona con el término *enfermedad*. La duración de la infección es por lo general corta en relación con la esperanza de vida del hospedador. La transmisión de un hospedador a otro suele ser directa, aunque es posible que otras especies sirvan como portadores o vectores.

Los **macroparásitos** son relativamente grandes. Algunos ejemplos incluyen planarias, acantocéfalos, nemátodos, tremátodos, piojos, pulgas, garrapatas, hongos, royas, tizones, cuscutas, orobanques y muérdagos. Presentan un lapso intergeneracional comparativamente más largo y no suelen permanecer un ciclo vital completo en un único organismo hospedador. Se expanden mediante la transmisión directa de un hospedador a otro o a través de la transmisión indirecta, en la que participan organismos intermediarios y portadores.

Si bien los macroparásitos y microparásitos, también denominados patógenos, son de vital importancia en las relaciones interespecíficas y, a diferencia de las interacciones de competencia y depredación entre especies, sólo hacia finales de la década de 1960 los ecólogos comenzaron a fijarse en el rol del parasitismo en la dinámica poblacional y la estructura de las poblaciones. Los parásitos ejercen efectos bruscos cuando se introducen en poblaciones de hospedadores que no han desarrollado defensas contra ellos. En estos casos, las enfermedades arrasan y diezman a la población.

15.2 | Los hospedadores proporcionan diferentes hábitats para los parásitos

Los hospedadores forman el hábitat de los parásitos, y el variado grupo de parásitos que se desarrolla explota cualquier hábitat concebible sobre o dentro de ellos. Los parásitos que habitan en la piel bajo la cubierta protectora de plumas y pelo son **ectoparásitos**. Los otros, conocidos como **endoparásitos**, viven en el interior del hospedador. Algunos forman madrigueras debajo de la piel. Habitan en el torrente sanguíneo, el corazón, el cerebro, el tracto digestivo, el hígado, el bazo, la cubierta mucosa del estómago, la médula espinal, los conductos nasales, los pulmones, las gónadas, la vejiga, el páncreas, los ojos, las vesículas de los peces, los tejidos musculares u otros sitios. Los parásitos de insectos viven en las piernas, en la superficie corporal superior e inferior e incluso en el aparato bucal.

Asimismo, los parásitos de plantas también dividen el hábitat. Algunos habitan en las raíces y tallos; otros penetran en las raíces y la corteza para vivir en la madera. Algunos habitan en el cuello de la raíz, comúnmente llamado corona, de donde las plantas emergen del suelo. Otros viven en las hojas, sean brotes u hojas maduras o en las flores, el polen o los frutos. Uno de los principales problemas para los parásitos, en particular los de animales, es encontrar las vías de acceso y salida del hospedador. Los parásitos entran y salen de los animales hospedadores mediante diversas vías, incluyendo la boca, los orificios nasales, la piel, el recto y el sistema urogenital; asimismo, viajan al punto de infección por medio del sistema pulmonar, circulatorio o digestivo.

Para los parásitos, el organismo hospedador se asemeja a una isla que finalmente desaparece (muere). Debido a que dependen del hospedador como hábitat y para sobrevivir y reproducirse, los parásitos deben abandonar un hospedador y encontrar otro, algo que no pueden realizar por voluntad propia. Los endoparásitos pueden escapar únicamente en el estadio de desarrollo larvario, conocido como estadio de infección, en el cual se ven obligados a hacer contacto con el hospedador siguiente. El proceso de transmisión de un hospedador a otro se produce a través de medios directos o indirectos e implica algunas adaptaciones por parte de los parásitos en casi todos los aspectos del comportamiento social, de alimentación y reproducción en la especie hospedadora.

15.3 | Existe la transmisión directa entre organismos hospedadores

La transmisión directa es la transferencia de un parásito de un hospedador a otro sin la participación de un organismo intermediario. La transmisión puede producirse mediante el contacto directo con un portador o el parásito puede dispersarse de un hospedador a otro por el aire, el agua o algún otro sustrato. Los microparásitos se transmiten con mayor frecuencia de forma directa, como es el caso de los virus de la gripe (por aire) y la viruela (por contacto directo) y el conjunto de parásitos bacterianos y virales vinculados con las enfermedades de transmisión sexual.

Muchos de los macroparásitos de animales y plantas más importantes también se trasladan de un hospedador infectado a otro no infectado por medio de la transmisión directa. Entre los parásitos internos, los nemátodos (*Ascaris*) habitan en el tracto digestivo de mamíferos. Las hembras ponen miles de huevos en el intestino del hospedador que son expulsados por las heces, tras lo cual se dispersan en el ambiente circundante (agua, suelo, plantas del suelo). Si algún hospedador de la especie correcta los ingiere, los huevos nacen en el intestino del hospedador y las larvas se abren paso a los vasos sanguíneos y, finalmente, se establecen en los pulmones. A partir de allí, suben a la boca, en general por medio de la tos, y luego son ingeridos nuevamente para entrar al estómago, donde maduran y se trasladan a los intestinos.

Los principales parásitos externos debilitantes de aves y mamíferos se expanden mediante el contacto directo. Incluyen piojos, ácaros que producen sarna, garrapatas, pulgas y larvas de mosca. La mayoría de estos parásitos ponen huevos directamente en el hospedador, aunque las pulgas ponen huevos y las larvas nacen en los nidos y camas del hospedador, desde donde saltan a otros hospedadores cercanos.

Algunos macroparásitos de plantas con flor también se expanden por medio de la transmisión directa. Uno de estos grupos son los holoparásitos: se trata de plantas que carecen de clorofila y captan agua, nutrientes y carbono de las raíces de plantas hospedadoras. Entre ellos cabe destacar los miembros de la familia de los orobanques (Orobanchaceae). Dos ejemplos son el orobanque (*Conopholis americana*), que parasita las raíces de roble (Figura 15.1), y las gotas de las hayas (*Epifagus virginiana*), que parasitan en general las raíces de las hayas. Las semillas de estas plantas se dispersan de forma local y, cuando germinan, las raíces se extienden en el suelo y se fijan a las raíces de la planta hospedadora.

Algunos parásitos fúngicos de plantas se expanden por medio de injertos de raíz. Por ejemplo, *Fomes annosus*, una importante infección de hongos del pino de Lord Weymouth (*Pinus strobus*), se difunde con rapidez en los bosquetes monoespecíficos del árbol cuando las raíces de un árbol crecen (y se fijan) en las raíces de un árbol vecino.

15.4 | La transmisión entre hospedadores implica un vector intermediario

Algunos parásitos se transmiten entre hospedadores por medio de un organismo intermediario o vector. Por ejemplo, un artrópodo vector, la garrapata patinegra *Ixodes scapularis*, es la responsable de transmitir la enfermedad de Lyme, la enfermedad de transmisión por artrópodo más importante de los Estados Unidos. Denominado de este modo debido a que surgió por primera vez en Lyme, Connecticut, en 1975, la enfermedad es causada por la bacteria espiroqueta *Borrelia burgdorferi*, que habita en el torrente sanguíneo de los vertebrados, desde aves y ratones a ciervos y humanos. La espiroqueta depende de la garrapata para transmitirse de un hospedador a otro.

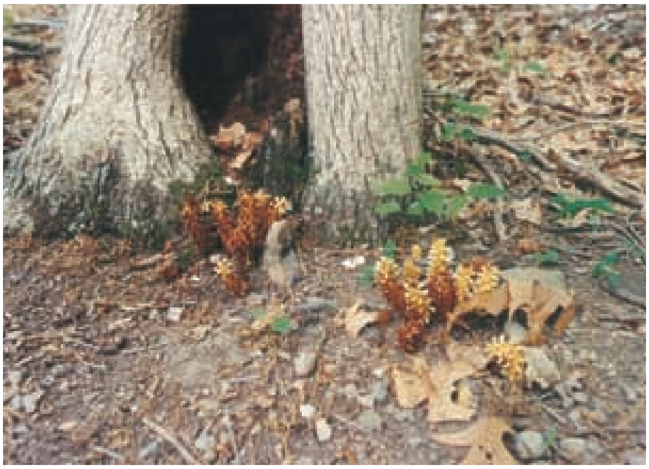


Figura 15.1 | El orobanque (*Conopholis americana*), miembro de la familia de los orobanques, es un hemiparásito de las raíces de roble.

Los parásitos de la malaria infectan a un amplio grupo de especies vertebradas, incluyendo a los humanos. Las cuatro especies de protozoos parásitos (*Plasmodium*) que causan la malaria en humanos se transmiten al torrente sanguíneo por la picadura de un mosquito hembra infectada del género *Anopheles*. Se sabe que los mosquitos transmiten más del 50 por ciento de los aproximadamente 102 arbovirus (una abreviación de los «virus transmitidos por artrópodo») que producen enfermedades en los humanos, como el dengue y la fiebre amarilla.

Los insectos vectores también participan en la transmisión de parásitos en las plantas. Los escarabajos de la corteza del olmo europeo y nativo (*Scolytus multistriatus* e *Hylurgopinus rufipes*) portan de árbol en árbol las esporas del hongo *Ophiostoma ulmi* que produce la devastadora grafiosis de los olmos. El muérdago (*Phoradendron* spp.) pertenece a un grupo de parásitos de plantas denominado hemiparásitos. Si bien es fotosintético, capta agua y nutrientes de la planta hospedadora. La transmisión del muérdago entre plantas hospedadoras se vincula con la dispersión de semillas. Las aves se alimentan de los frutos del muérdago. Las semillas viajan por el sistema digestivo sin sufrir daños y se depositan en los árboles en donde las aves se posan y defecan. Las pegajosas semillas se adhieren a las ramas y envían brotes de raíz que se fijan a la rama y entran en la savia del árbol.

15.5 | Diversos hospedadores y estadios participan en la transmisión

En el Capítulo 10 se introdujo el concepto de ciclo vital, las fases vinculadas con el desarrollo de un organismo, en general divididas en juvenil (o prereproductiva), reproductiva y posreproductiva. Algunas especies de parásitos no logran permanecer durante la totalidad del ciclo vital en una única especie hospedadora. Las especies hospedadoras en las que el parásito se vuelve adulto y alcanza la madurez se denominan **hospedador definitivo**. Todos los demás son **hospedadores intermediarios**, que albergan alguna fase del desarrollo. Los parásitos pueden necesitar uno, dos o incluso tres hospedadores intermediarios. Cada fase puede desarrollarse sólo si el parásito logra transmitirse al hospedador intermediario adecuado. Así, la dinámica de una población parasitaria se relaciona estrechamente con la dinámica poblacional, los patrones de movimiento y las interacciones de las diferentes especies hospedadoras.

La mayoría de los parásitos, tanto de plantas como de animales, emplean este método de transmisión indirecta, mediante el cual desarrollan las distintas fases del ciclo vital en diferentes especies. La Figura 15.2 muestra el ciclo vital del verme meníngeo (*Parelaphostrongylus tenuis*), un parásito del ciervo de Virginia del este de Norteamérica. Los caracoles o babosas que habitan en el pasto constituyen la especie hospedadora intermediaria para la fase larval del verme. El ciervo ingiere el caracol al alimentarse. En el estómago del ciervo, las larvas abandonan el caracol, perforan la pared estomacal del ciervo, entran en la membrana abdominal y viajan por la médula espinal hasta alcanzar los espacios que rodean el cerebro. Allí se aparean y producen huevos. Éstos y las larvas recorren el torrente sanguíneo hasta los pulmones, donde las larvas rompen los alveolos y suben con la tos, se ingieren y salen con las heces. Los caracoles captan las larvas al entrar en contacto con las heces del ciervo en el suelo. Una vez en el caracol, las larvas continúan el desarrollo para alcanzar el estadio de infección.

15.6 | Los hospedadores responden frente a las invasiones parasitarias

Así como la coevolución de depredadores y presas dio origen a la adaptación de mecanismos de defensa por las especies de presa, las especies hospedadoras también presentan una serie de adaptaciones que sirven para minimizar el impacto de los parásitos. Algunas respuestas son mecanismos que reducen la invasión parasitaria. Otras apuntan a combatir la infección parasitaria una vez producida.

Algunos mecanismos de defensa son conductuales, destinados a evitar la infección. Las aves y los mamíferos se libran de los ectoparásitos al acicalarse. En las aves, la forma principal de acicalarse es atusarse las plumas con el pico, que implica manejar las plumas con el pico y rascarse con la pata. Estas dos actividades eliminan los piojos adultos y ninfas del plumaje. Los ciervos buscan lugares densos y en sombra en donde logran evitar a las moscas del ciervo, que son habituales en los lugares abiertos.

De producirse la infección, la respuesta inflamatoria constituye la primera línea de defensa. La muerte o destrucción (lesión) de células hospedadoras estimula la secreción de histaminas (señales de alarma químicas), que inducen un mayor flujo sanguíneo al sitio, lo que produce una inflamación. Esta reacción convoca a los glóbulos blancos y otras células relacionadas que atacan directamente la infección. Es posible que se formen costras en la piel para reducir los puntos de entrada. Las reacciones internas pueden producir quistes duros en el músculo o la piel que encierran y aíslan al parásito. Un ejemplo son los quistes que encierran al nemátodo *Trichinella spiralis* (Nemátoda) en los músculos de cerdos y osos, que causan la triquinosis cuando los humanos ingieren carne de cerdo no cocida del todo.

Las plantas responden a las invasiones bacterianas y fúngicas al formar quistes en las raíces y costras en los frutos y raíces, interrumpiendo de este modo el contacto del hongo con los tejidos sanos. Reaccionan a los ataques de las avispas, abejas y moscas de las agallas sobre sus hojas, tallos, frutos y semillas al desarrollar estructuras anormales únicas para el insecto de las agallas en cuestión (Figura 15.3). La formación de agallas expone a las larvas de algunos parásitos de las agallas a la depredación. Por ejemplo, John Confer y Peter Paicos del Ithaca College (Nueva York) observaron que las llamativas e hinchadas protuberancias de la agalla redonda de la vara de oro (Figura 15.3d) atraen al pico pubescente (*Picoides pubescens*), que extrae las larvas del interior de la agalla y las ingiere.

La segunda línea de defensa es la respuesta inmune (o sistema inmune). Cuando un objeto extraño como un virus o bacteria, denominado *antígeno* (abreviación de «generador de anticuerpos»), entra en el torrente sanguíneo, induce una respuesta inmune. Los glóbulos blancos llamados linfocitos (producidos por las glándulas linfáticas) generan anticuerpos, que están dirigidos a los antígenos presentes en la superficie del parásito o liberados en el hospedador, ayudando a contrarrestar los efectos. Los anticuerpos no sólo son costosos de producir desde el punto de vista energético, sino que también tienen el potencial de dañar los tejidos del hospedador mismo. Afortunadamente, la respuesta inmune no necesariamente debe matar al parásito para ser eficaz, sino que sólo necesita reducir la alimentación, los movimientos y la reproducción del parásito a un

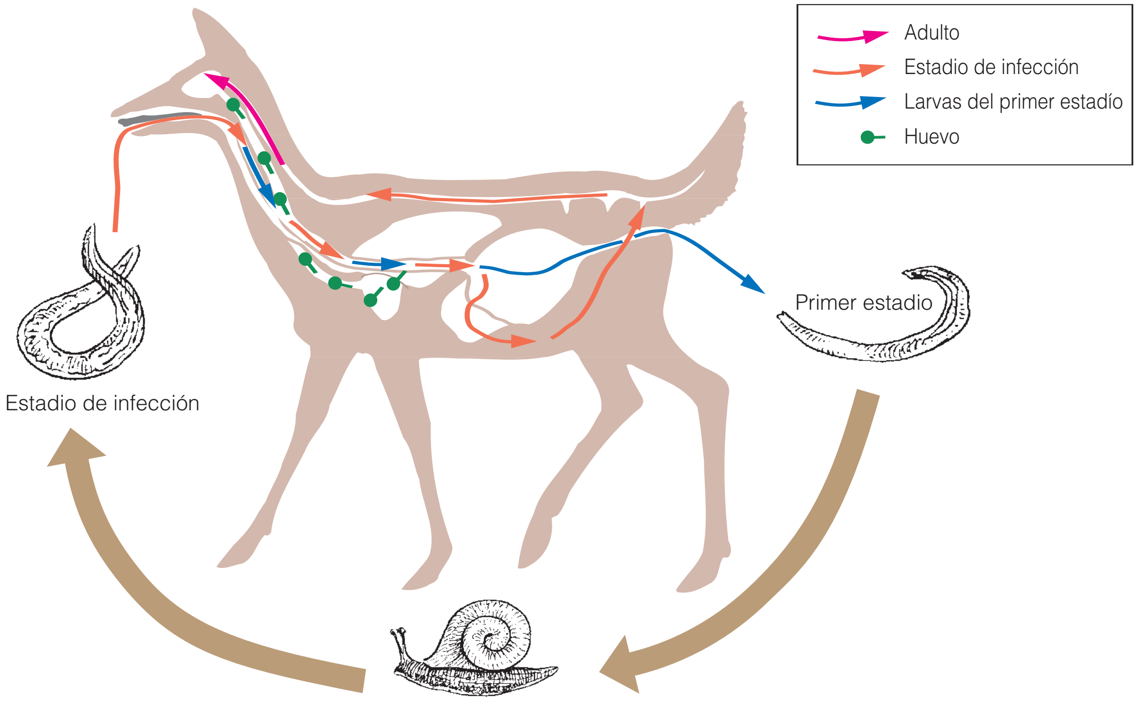
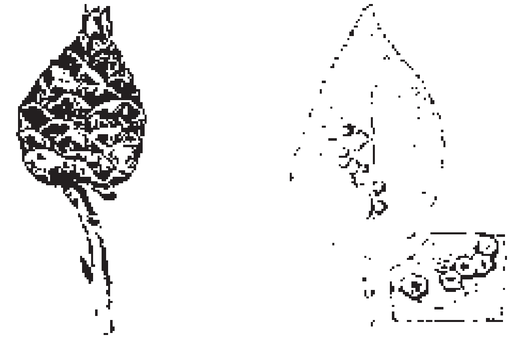
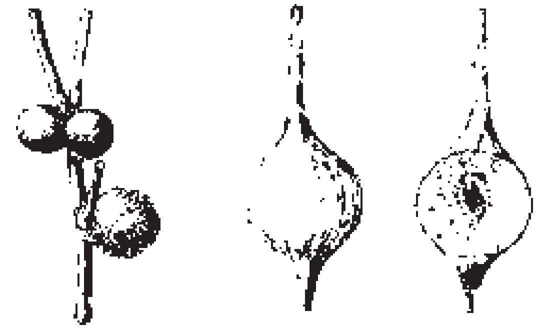


Figura 15.2 | El ciclo vital de un macroparásito, el verme meníngeo *Parelaphostrongylus tenuis*, que infecta al ciervo de Virginia y al alce americano. La transmisión es indirecta, en la que participan los caracoles como hospedadores intermediarios. (Adaptado de Anderson 1963.)



(a) Agalla de las piñas **(b) Agalla en globo de la hoja de nogal americano**



(c) Agalla redonda del roble **(d) Agalla redonda de la vara de oro**

Figura 15.3 | Las agallas constituyen una respuesta por crecimiento frente a sustancias foráneas en los tejidos vegetales. En este caso, la presencia de un huevo parasitario estimula una transformación genética en las células del hospedador. **(a)** La agalla de las piñas, una agalla de brote que se desarrolla en sauces a causa del mosquito de las agallas *Rhabdophaga strobiloides*. **(b)** La agalla de la hoja del nogal americano, inducida por la filoxera *Phylloxera canyaeglobuli*. **(c)** La agalla redonda del roble, ocasionada por la avispa de las agallas *Disholcaspis globulus*. **(d)** La agalla redonda de la vara de oro, una agalla de tallo inducida por una mosca de las agallas, *Eurosta solidagin*.

nivel tolerable. El sistema inmune es extremadamente específico y cuenta con una «memoria» destacable. Es capaz de «recordar» los antígenos que combatió anteriormente y reaccionar frente a éstos con mayor rapidez y fuerza en los encuentros posteriores.

La respuesta inmune, sin embargo, puede verse traspasada. Algunos parásitos varían los antígenos de forma más o menos permanente, por lo que son capaces de anticiparse a la respuesta del hospedador. Como resultado, se produce una infección crónica del parásito en el hospedador. Los anticuerpos específicos para determinada infección habitualmente se componen de proteínas. Si el animal sufre de una mala alimentación y presenta una grave deficiencia en proteínas, se inhibe la producción normal de anticuerpos. El agotamiento de las reservas energéticas hace que se desmorone el sistema inmune, lo que permite que los virus u otros parásitos se vuelvan patógenos. El desmoronamiento más importante del sistema inmune se produce en los humanos infectados con el virus de inmunodeficiencia humana (VIH), el agente que causa el SIDA, que se transmite sexualmente o por medio de la utilización de agujas compartidas o sangre donada infectada. El virus ataca al sistema inmune mismo, exponiendo al hospedador a una variedad de infecciones que finalmente son mortales.

15.7 | Los parásitos afectan a la supervivencia y reproducción del hospedador

Si bien los organismos hospedadores cuentan con diversos mecanismos de defensa para prevenir, reducir o combatir las infecciones parasitarias, todos los parásitos comparten la característica común de que necesitan recursos que el hospedador, en otras circunstancias, emplearía para alguna otra función. Debido a que los organismos poseen una cantidad limitada de energía, no nos sorprende que las infecciones parasitarias reduzcan el crecimiento y la reproducción. J. J. Schall de la Universidad de Vermont analizó el impacto de la malaria en el lagarto occidental (*Sceloporus occidentalis*) que habita en California. El tamaño de la puesta (cantidad de huevos producidos) es aproximadamente un 20 por ciento menor en las hembras infectadas de malaria en comparación con los individuos no infectados. El motivo de la reducción en la reproducción se debe a que las hembras infectadas presentan una menor capacidad de almacenar lípidos en el verano, por lo que cuentan con menos energía para producir huevos en la primavera siguiente.

Las infecciones parasitarias también afectan la eficiencia reproductiva de los machos. Las hembras de muchas especies escogen a sus compañeros basándose en las características sexuales secundarias, como el brillante y elaborado plumaje de las aves macho (véase el análisis de la selección intrasexual en el Capítulo 8), y la plena expresión de estas características puede verse restringida por las infecciones parasitarias, lo que reduce la capacidad del macho de atraer con éxito a una compañera. Por ejemplo, el pico de color rojo brillante del diamante mandarín macho varía en función del nivel de pigmentos carotenoides, sustancias químicas naturales que se encargan de los patrones de coloración roja, amarilla y naranja en animales y alimentos como la zanahoria. Las aves no pueden sintetizar los carotenoides, por lo que deben obtenerlos a través de la alimentación. Además de ser pigmentos coloridos, los carotenoides también estimulan la producción de anticuerpos y absorben parte de los radicales libres dañinos que surgen en la respuesta inmune. En una serie de experimentos de laboratorio, Jonathan Blount y sus colegas de la Universidad de Glasgow (Escocia) descubrieron que sólo los machos con menor cantidad de parásitos y enfermedades son capaces de dedicar suficientes carotenoides a su apariencia y producir picos de color rojo brillante: por lo tanto, son los únicos que logran atraer compañeras y reproducirse.

Si bien la mayoría de los parásitos no matan a los organismos hospedadores, es posible que se produzca una mayor mortalidad a causa de diversas consecuencias indirectas de la infección. Uno de los ejemplos más interesantes es cuando la infección altera el comportamiento del hospedador, incrementando su vulnerabilidad a la depredación. Los conejos infectados con la enfermedad bacteriana tularemia (*Francisella tularensis*), transmitida por el garrapata del conejo (*Haemaphysalis leporis-palustris*), son lentos, lo que los vuelve más vulnerables a la depredación. En otro ejemplo, los ecólogos Kevin Lafferty y Kimo Morris de la Universidad de California, Santa Barbara, observaron que los fúndulos (*Fundulus parvipinnis*) (Figura 15.4a) parasitados por tremátodos presentan conductas anormales tales como emerger a la superficie y sacudirse. En una comparación llevada a cabo entre poblaciones parasitadas y no parasitadas, los científicos descubrieron que la frecuencia de comportamientos llamativos exhibidos por peces individuales se vincula con la intensidad del parasitismo (Figura 15.4b). El comportamiento anormal de los fúndulos infectados atrae a las aves que se alimentan de peces. Lafferty y Morris comprobaron que los peces fuertemente parasitados eran apresados con mayor frecuencia que los individuos no parasitados (Figura 15.4c). Curiosamente, las aves que se alimentan de peces representan el hospedador definitivo de los tremátodos, por lo que, al alterar el comportamiento del hospedador intermediario (el fúndulo) y hacerlo más vulnerable a la depredación, el tremátodo se asegura la finalización de su ciclo vital.

15.8 | Los parásitos regulan las poblaciones de hospedadores

Con el fin de que el parásito y el hospedador puedan coexistir en una relación difícilmente benigna, el hospedador debe resistir la invasión mediante la eliminación de los parásitos o, al menos, la reducción de sus efectos al mínimo. En la mayoría de los casos, la selección natural ha producido un nivel de respuesta inmune en el que la asignación de recursos metabólicos por parte de la especie hospedadora logra minimizar el coste del parasitismo sin perjudicar el desarrollo y reproducción propios. Desde el punto de vista inverso, el parásito no gana ventaja alguna si mata a su hospedador, dado que un hospedador muerto significa parásitos muer-

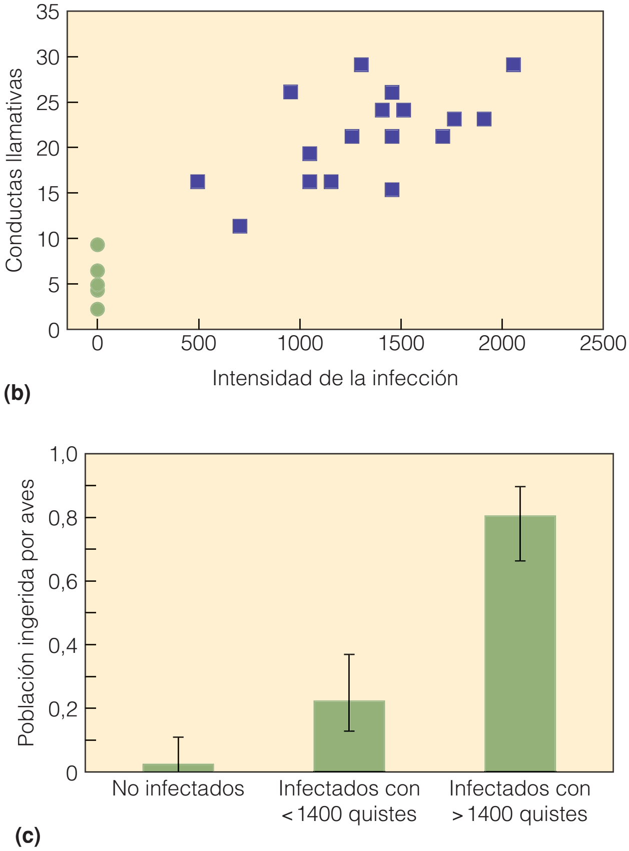


Figura 15.4 | La infección del fúndulo de California **(a)** por el parásito tremátodo produce conductas anormales que aumentan la vulnerabilidad de los individuos frente a la depredación. **(b)** La frecuencia de comportamientos llamativos que exhibió cada pez en un período de 30 minutos (eje *y*) en relación con la intensidad del parasitismo (cantidad de quistes por cerebro de pez). En la población parasitada (cuadrados), la cantidad de conductas llamativas se incrementó con la intensidad parasitaria. Todos los peces no parasitados (círculos) presentaban un número menor de comportamientos llamativos que los parasitados. **(c)** Una comparación de la proporción de peces ingeridos por aves tras 20 días (eje *y*) muestra que los peces fuertemente parasitados eran apresados con mayor frecuencia que los no parasitados. Las líneas verticales en barras representan el intervalo de confianza del 95 por ciento. (Adaptado de Lafferty y Morris 1996.)

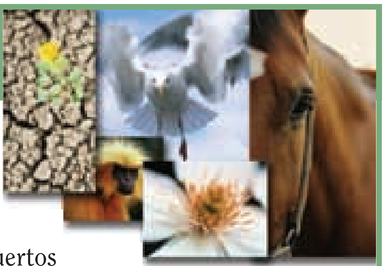
tos. La opinión ortodoxa sobre la evolución hospedador parásito es que se selecciona en contra de la virulencia, es decir, los parásitos se vuelven menos dañinos para los hospedadores y de ese modo persisten. ¿La selección natural funciona de esta forma en los sistemas parásito hospedador?

La selección natural no necesariamente favorece la coexistencia pacífica entre hospedadores y parásitos. A fin de maximizar la eficiencia, un parásito debe equilibrar el compromiso entre la virulencia y otros componentes de la eficiencia como la transmisibilidad. La selección natural puede producir parásitos mortales (elevada virulencia) o benignos (baja virulencia) dependiendo de los requisitos para la reproducción y transmisión del parásito. La condición del hospedador es importante para un parásito sólo si se vincula con su reproducción y transmisión. Si la especie hospedadora no evolucionara, el parásito podría alcanzar con facilidad cierto grado de equilibrio óptimo de explotación del hospedador. Sin embargo, al igual que el caso de la coevolución del depredador y la presa (véase la «Hipótesis de la Reina Roja», Apartado 14.9), las especies hospedadoras sí evolucionan y, en consecuencia, se produce una especie de «carrera armamentista» entre el parásito y el hospedador.

Si bien los parásitos pueden tener el efecto de disminuir la reproducción e incrementar la probabilidad de muerte del hospedador, pocos estudios han cuantificado el efecto de un parásito en la dinámica de una población vegetal o animal en condiciones naturales. El parasitismo tiene un efecto debilitador en las poblaciones hospedadoras, un hecho que se observa con claridad cuando los parásitos invaden una población sin defensas desarrolladas (véase Cuestiones de ecología: Plagas en nosotros). En tales casos, la expansión de la enfermedad puede ser virtualmente independiente de la densidad de la especie hospedadora, reduciendo poblaciones, exterminándolas a nivel local o restringiéndoles la distribución. El chancro (*Endothia parasitica*), introducido en América del Norte desde Europa, casi exterminó el castaño americano (*Castanea dentata*) e hizo que ya no fuese el componente principal de los bosques del Este de Norteamérica. La grafiosis de los olmos, ocasionada por un hongo (*Ophiostoma ulmi*) que se expande por medio de los escarabajos, casi eliminó al olmo americano (*Ulmus americana*) de Norteamérica y al olmo montano (*U. glabra*) de Gran Bretaña. La antracnosis (*Biscula destructiva*), una enfermedad fúngica, está diezmando al cornejo florido (*Cornus florida*), un importante árbol de sotobosque de los bosques del Este de Norteamérica.

La peste bovina, una enfermedad viral que afecta al ganado doméstico, se introdujo en el Este de África a fines del siglo XIX y, en consecuencia, diezmó a manadas completas de búfalo africano (*Syncerus caffer*) y ñu (*Connochaetes taurinus*). La malaria aviar portada por los mosquitos

Cuestiones de ecología | ***Plagas en nosotros***



Los humanos siempre han estado plagados de parásitos, aunque con mayor intensidad en los estadios más recientes de la historia humana (véase la introducción de la Novena parte). Durante los primeros 2 millones de años como cazadores y recolectores, los parásitos más molestos eran macroparásitos como los nemátodos, que se transmitían de forma directa. Sólo los microparásitos con elevadas tasas de transmisión que no inducían inmunidad lograban persistir en grupos de hospedadores tan pequeños.

No obstante, una vez que los humanos se convirtieron en agricultores sedentarios agrupados en aldeas, las poblaciones se volvieron lo suficientemente grandes como para mantener parásitos bacterianos y virales. La mayoría de éstos evolucionaron de los que producían enfermedades en los animales domésticos. El sarampión, por ejemplo, se desarrolló del moquillo canino. En un principio, las poblaciones eran demasiado pequeñas como para mantener enfermedades de forma permanente sin la reinfección de algún establecimiento vecino. Una vez que los establecimientos crecieron para convertirse en ciudades suficientemente grandes, la población presentaba una densidad adecuada como para mantener un reservorio de infección. A medida que se desarrolló el comercio entre ciudades, personas y bienes comenzaron a trasladarse a largas distancias. Introdujeron enfermedades de una parte del mundo a otra en donde las poblaciones carecían de inmunidad. Periódicamente se producían epidemias que arrasaban ciudades.

Un clásico ejemplo de la importación, transmisión directa y rápida expansión de una enfermedad es la peste bubónica, causada por el bacilo en forma de barra *Yersinia pestis*. Se transmite de forma directa de un hospedador a otro principalmente por medio de la picadura de su vector (moscas de roedores infectados) y de una persona a otra a través de gotas de mucosas que se expanden por la tos. Los individuos infectados se enferman entre unas pocas horas a unos días y muestran síntomas de fiebre elevada y ganglios linfáticos hinchados. Por lo general, los enfermos morían unos días después. La peste se conocía como la peste negra debido al color oscuro de los rostros de muchas víctimas.

El reservorio del bacilo son los roedores excavadores, aunque se relacionan más estrechamente con la rata negra (*Rattus rattus*), nativa del centro de India, también el punto de origen de la enfermedad. Debido a que es una trepadora ágil, la rata negra subirá con suma facilidad a cargueros que la transportaban a las ciudades con puerto de Asia y la región mediterránea. Escondida en el equipaje de las caravanas, la rata negra se expandió en las estepas de Asia, en donde sin lugar a dudas transfirió el bacilo de la peste a los roedores excavadores locales. En 1331 se desató una epidemia de peste en China. Los ejércitos mongoles portaban la enfermedad consigo a medida que avanzaban de Asia al Mediterráneo. En el sitio de Caffa en 1346 en la península de Crimea, el ejército mongol se vió arrasado por la peste y se retiró tras catapultar los cadáveres de las víctimas al interior de la ciudad. Se retomó el comercio y los barcos transportaron las ratas negras infectadas a los puertos del sur de Europa.

Las condiciones eran las adecuadas para el brote de la enfermedad. Europa pasaba por un período de enorme crecimiento poblacional, el clima empeoraba y los cultivos disminuían. A finales de diciembre de 1347, la enfermedad que había diezmado el ejército mongol se expandió a Italia y el sur de Francia; para diciembre de 1348 llegó al Sur de Alemania e Inglaterra; y en diciembre de 1350 llegó a Escandinavia. Entre 1348 y 1350 un tercio de la población europea, incluyendo aldeas enteras, fue devastada por la peste negra, lo que alteró la estabilidad social, política y económica de Europa. Posteriormente, surgieron brotes en 1630 en Milán, en 1665 en Londres y en 1720-1721 en Marsella. Aparecieron brotes locales esporádicos en todo el mundo hasta 1944, cuando los antibióticos lograban curar la enfermedad con rapidez si se la detectaba pronto. El bacilo de la peste sigue desarrollándose en el mundo entero, incluso en América del Norte, albergado por roedores excavadores.

Otras enfermedades introducidas en poblaciones que carecían de inmunidad imitaron la expansión y devastación de la peste negra. La viruela, el sarampión y el tifus, llevados al Nuevo Mundo por los exploradores y colonizadores españoles e ingleses, se expandieron desenfrenadamente en las poblaciones indígenas de Sudamérica, Centroamérica y Norteamérica. Las enfermedades arrasaron a los aztecas en Perú y casi exterminaron a la población americana nativa de Nueva Inglaterra, lo que permitió el establecimiento sin conflictos de los ingleses en la región. En épocas más recientes, una epidemia de gripe masiva (conocida como la «gripe española») se difundió en todo el mundo en 1918, ocasionando 21 millones de víctimas, incluyendo 500.000 personas en los Estados Unidos. La gripe sigue siendo una amenaza debido a su elevada tasa de mutación. Las cepas se desarrollan con mayor rapidez que la resistencia a la enfermedad, por lo que la gripe azota en reiteradas olas de diferentes tipos.

Dado que muchas de las antiguas plagas, como el sarampión, se han logrado controlar por medio de vacunas y otras medidas sanitarias, la mayoría de nosotros nos hemos vuelto resistentes a las enfermedades. Sin embargo, las nuevas enfermedades —como el ébola en Zaire y el SIDA en todo el mundo— nos advierten de que las plagas siguen vigentes. Las nuevas formas mutantes de viejas enfermedades como la tuberculosis (véase Cuestiones de ecología: La ecología de la resistencia a antibióticos), que alguna vez se dio por erradicada, el incremento masivo en la población mundial, el cambio climático global y el veloz movimiento trascontinental de personas y bienes preparan el escenario para el brote de futuras plagas. ●

introducidos ha eliminado a la mayor parte de las aves nativas hawaianas que viven por debajo de los 1000 m, altitud sobre la cual el mosquito no logra persistir.

Por otro lado, los parásitos funcionan como reguladores dependientes de la densidad en las poblaciones hospedadoras. Este tipo de incidentes surge habitualmente con los parásitos endémicos (nativos) de transmisión directa que se mantienen en la población por medio de un pequeño reservorio de individuos portadores infectados. Aparentemente se producen brotes de estas enfermedades cuando la densidad de la población hospedadora es elevada: los brotes tienden a reducir las poblaciones hospedadoras de forma pronunciada, lo que produce ciclos poblacionales de hospedadores y parásitos similares a los observados para depredadores y presas (véase el Apartado 14.2). Algunos ejemplos son el moquillo en los mapaches y la rabia en los zorros, ambos importantes para controlar a las poblaciones hospedadoras.

En otros casos, el parásito sirve como agente selectivo de mortalidad, infectando sólo a una parte de la población. La distribución de los macroparásitos, en particular los de transmisión indirecta, es altamente aglutinada. Algunos individuos de la población hospedadora soportan una carga de parásitos más elevada que otros (Figura 15.5). Estos individuos son los que sufren la mayor probabilidad de verse afectados por la mortalidad inducida por parásitos, la reducción en la tasa de reproducción o por ambos. Dichas muertes no suelen producirse a causa de los parásitos directamente, sino como consecuencia a una infección secundaria. En un estudio de la reproducción, supervivencia y mortalidad del borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) en el Sur y Centro de Colorado, Thomas Woodard y sus colegas de la Universidad Estatal de Colorado descubrieron que algunos individuos podían estar infectados por hasta siete especies diferentes de lombrices de mar (Nematoda). Las infecciones más elevadas se producían en la primavera, cuando nacían los corderos. Las fuertes infecciones de lombrices de mar en las crías ocasionaban una infección secundaria, la neumonía, que mataba a los corderos. Así, los investigadores descubrieron que estas infecciones reducían dramáticamente las poblaciones de oveja de montaña al disminuir la eficiencia reproductiva.

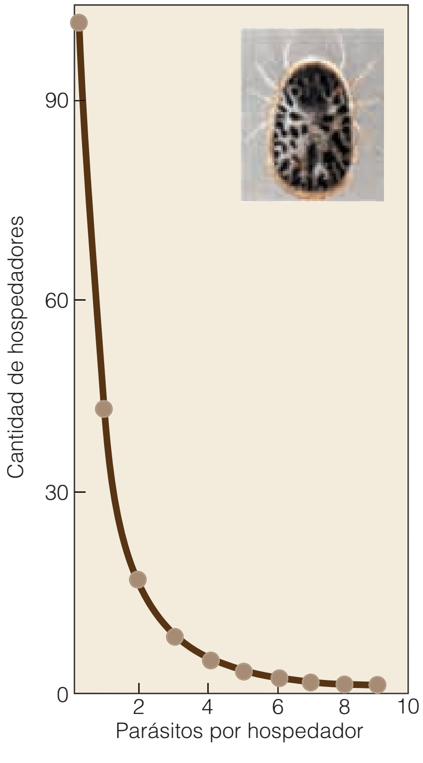


Figura 15.5 | Distribución aglutinada de la garrapata *Ixodes trianguliceps* (Birula) en una población de ratón de campo europeo, *Apodemus sylvaticus*. La mayoría de los individuos de la población hospedadora no porta garrapatas. Unos pocos individuos portan la mayor parte de la carga parasitaria. (Adaptado de Randolph 1975.)

15.9 | El parasitismo puede convertirse en una relación positiva

Los parásitos y sus hospedadores conviven en una relación simbiótica en la que el parásito obtiene beneficios (hábitat y recursos alimentarios) a expensas del organismo hospedador. En respuesta a los parásitos, los hospedadores han desarrollado una serie de defensas para minimizar el impacto negativo de la presencia del parásito. En los casos en que las adaptaciones logran contrarrestar el impacto negativo, la relación se denomina **comensalismo**: una relación entre dos especies en la que una se beneficia sin afectar de forma significativa a la otra. En algún estadio de la coevolución del hospedador y el parásito, la relación puede volverse beneficiosa para ambos. Por ejemplo, un hospedador tolerante a la infección parasitaria podría comenzar a beneficiarse de la relación. Con el tiempo, las dos especies se volverían interdependientes entre sí: a partir de este punto, la relación se conoce como mutualismo.

El **mutualismo** es una relación entre miembros de dos especies que beneficia a ambos. Gracias a esta relación, los individuos de ambas especies mejoran la supervivencia, el desarrollo o la reproducción. Las pruebas indican que esta interacción suele ser una explotación recíproca en lugar de un esfuerzo de cooperación entre individuos; parecen haberse desarrollado varios ejemplos de relaciones mutualistas de la interacción entre especies que anteriormente reflejaban interacciones hospedador parásito o depredador presa.

El mutualismo puede ser simbiótico o asimbiótico. En el primer caso, los individuos coexisten y la relación es forzosa. Al menos uno de los dos miembros se vuelve totalmente dependiente del otro. Algunas formas de mutualismo son tan permanentes y forzosas que la distinción entre los dos organismos que interactúan se vuelve difusa. Los corales formadores de arrecifes de las aguas tropicales constituyen un ejemplo de esto. Estos corales secretan un esqueleto externo compuesto de carbonato cálcico. Cada uno de los individuos del coral, denominados *pólipos*, ocupa pequeñas copas, o coralitos, en el esqueleto mayor que forma el arrecife (Figura 15.6). Los corales cuentan con pequeñas células vegetales simbióticas en los tejidos (algas) denominadas zooxantelas. Si bien los pólipos son carnívoros y se alimentan del zooplancton suspendido en el agua circundante, obteniendo de él solamente un 10 por ciento de la demanda energética diaria. Absorben el 90 por ciento restante del carbono producido por las algas simbióticas mediante la fotosíntesis. Sin las algas, estos corales no serían capaces de sobrevivir y desarrollarse en un ambiente carente de nutrientes (véase Perfil de investigadores: John J. Stachowicz.)

Los líquenes constituyen un ejemplo de una relación simbiótica en la que la fusión de los mutualistas ha dificultado aún más la distinción de la naturaleza del individuo. Los líquenes consisten en un hongo y un alga combinados en un cuerpo esponjoso denominado *talo*. El alga suministra alimento a ambos organismos, mientras que el hongo protege al alga de las intensidades de luz dañinas, produce una sustancia que acelera la fotosíntesis en el alga y absorbe y retiene agua y nutrientes para ambos organismos. Existen unas 25.000 especies conocidas de líquenes, cada una de las cuales se compone de una combinación de hongo y alga única.

En el caso del mutualismo asimbiótico, los dos organismos no coexisten físicamente, aunque son interdependientes entre sí para determinada función esencial. Si bien los mutualismos asimbióticos pueden ser forzosos, la mayoría de ellos no lo son. Por el contrario, representan un tipo de facilitación mutua. Las relaciones mutualistas, tanto simbióticas como asimbióticas, participan en diversos procesos vinculados con la obtención de energía y nutrientes, protección y defensa, reproducción y dispersión.

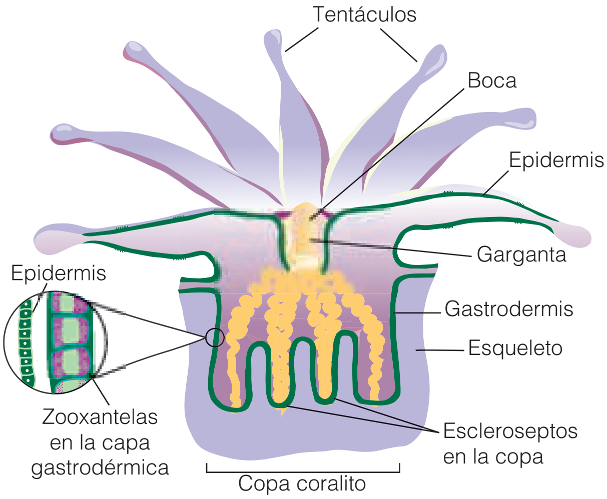


Figura 15.6 | Anatomía de un pólipo de coral que indica la ubicación de las zooxantelas.

15.10 | Los mutualismos simbióticos participan en la transferencia de nutrientes

En el sistema digestivo de los herbívoros habitan varias comunidades de organismos mutualistas que juegan un rol crucial en la digestión del material vegetal. Las cámaras estomacales de un rumiante (véase el Apartado 7.1) contienen importantes poblaciones de bacterias y protozoos que llevan a cabo el proceso de fermentación. Los habitantes del rumen son en su mayoría anaeróbicos, adaptados a este ambiente peculiar. Los rumiantes son quizás el ejemplo más estudiado, aunque no el único, del rol del mutualismo en la alimentación animal. El estómago de prácticamente todos los mamíferos herbívoros y algunas especies de aves y lagartos depende de la flora microbiana para digerir la celulosa de los tejidos vegetales.

Las interacciones mutualistas también participan en la absorción de nutrientes en las plantas. El nitrógeno es un componente esencial de las proteínas, los bloques de construcción de todos los materiales vivos. Si bien este compuesto químico es el componente más abundante de la atmósfera, aproximadamente el 79 por ciento de éste en estado gaseoso no se encuentra a disposición de la mayoría de los organismos vivos. Debe convertirse primero en una forma que pueda utilizarse desde el punto de vista químico. Un grupo de organismos que cuentan con la capacidad de utilizar el nitrógeno gaseoso (N_2) es la bacteria fijadora de nitrógeno del género *Rhizobium*. Estas bacterias se distribuyen ampliamente en el suelo, donde se desarrollan y se reproducen. No obstante, en el estado de vida libre no fijan el nitrógeno. Las legumbres —un grupo de especies vegetales que incluye el trébol, la judía y el guisante— atraen a la bacteria liberando exudados y enzimas desde las raíces. Las bacterias *Rhizobium* entran por los pelos de la raíz, donde se multiplican y aumentan de tamaño. Esta invasión y crecimiento produce células en los pelos de la raíz infectados e inflamados, que forman nódulos radiculares (Figura 15.7). Una vez infectadas, las bacterias *Rhizobium* de las células de la raíz reducen el nitrógeno gaseoso a amoníaco (proceso denominado fijación del nitrógeno). Las bacterias reciben carbono y otros recursos de la planta hospedadora, mientras que las bacterias aportan nitrógeno fijado a la planta, lo que permite que ésta funcione y se desarrolle de forma independiente de la disponibilidad de nitrógeno mineral (inorgánico) en el suelo (véase el Capítulo 6).

Otro ejemplo de una relación simbiótica vinculada con la alimentación de plantas es la relación entre las raíces de una planta y los hongos micorrizos. Éstos ayudan a que la

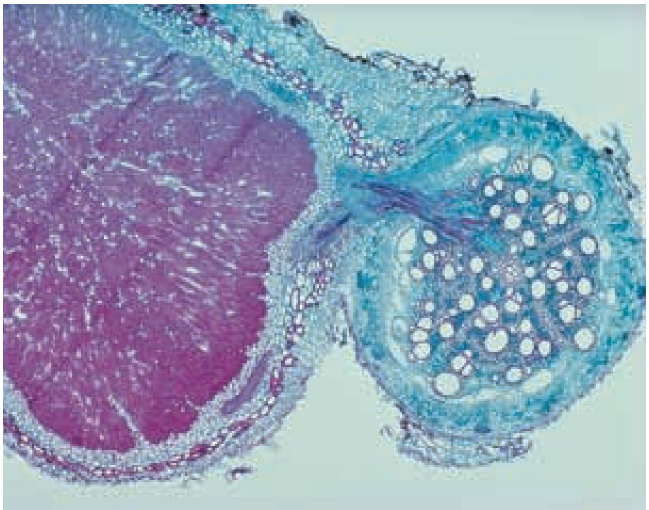


Figura 15.7 | Las bacterias fijadoras de nitrógeno *Rhizobium* infectan a las raíces, formando de este modo nódulos.

planta absorba nutrientes del suelo, a cambio de que la planta les suministre carbono como fuente de energía.

Las endomicorrizas son habituales en muchos árboles de los bosques templados y tropicales. El micelio, masas de delgados filamentos fúngicos del suelo, infecta a las raíces del árbol. Penetra en las células del hospedador para formar una red finamente tejida denominada arbúsculo (Figura 15.8a). El micelio actúa como una extensión de las raíces de la planta, aunque no modifica la forma o estructura de las mismas. Capta nitrógeno y fósforo a distancias superiores a las que alcanzan las raíces y pelos radiculares. La otra forma, las ectomicorrizas, produce raíces más cortas y gruesas que se asemejan a un coral (Figura 15.8b). El micelio de los hongos entra entre las células de la raíz. En el exterior de la raíz forman una red que funciona como una extensión de las raíces.

Es posible observar micorrizas relacionadas con las raíces en la gran mayoría de las especies vegetales terrestres y son de particular importancia en los suelos carentes de nutrientes. Ayudan a la descomposición de materia orgánica muerta y la absorción de nutrientes (véanse los Capítulos 6 y 20), en particular el nitrógeno y el fósforo del suelo al tejido de las raíces.

15.11 | Algunos mutualismos simbióticos son defensivos

Otras relaciones mutualistas implican la defensa del organismo hospedador. Uno de los principales problemas de los

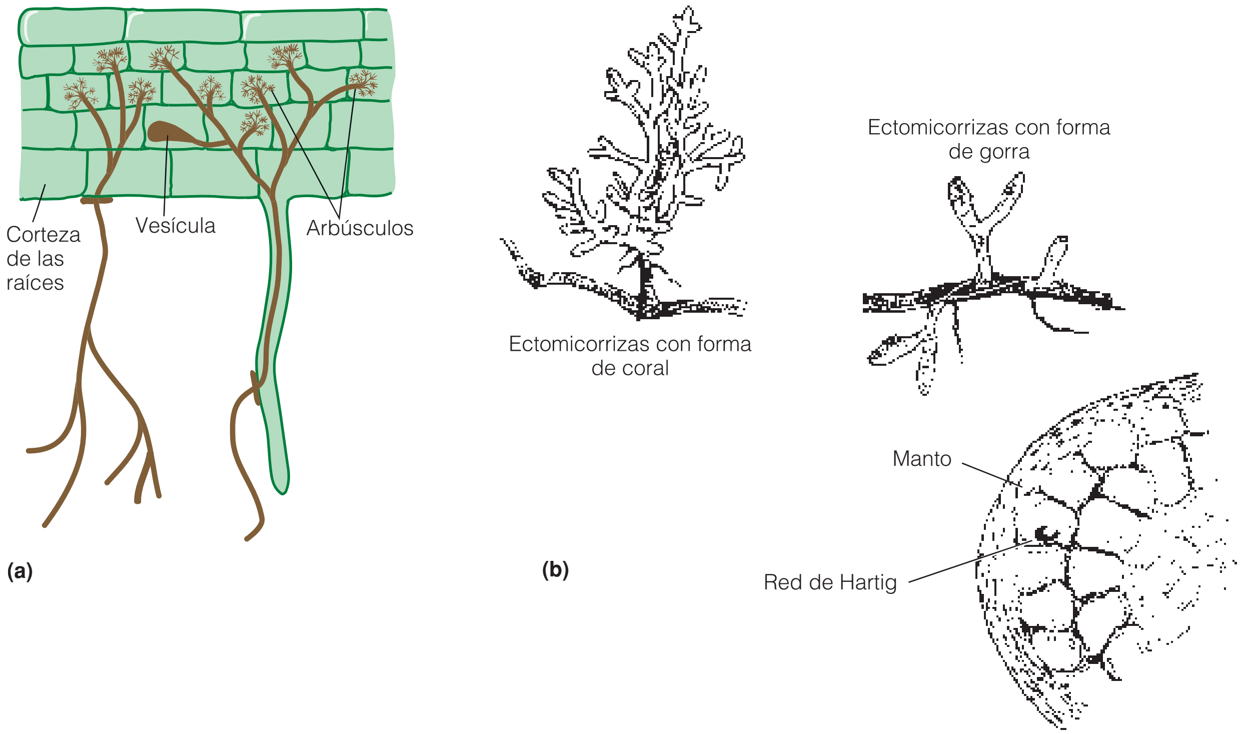

Corteza de las raíces
Vesícula
Arbúsculos
(a)
Ectomicorrizas con forma de coral
(b)
Ectomicorrizas con forma de gorra
Manto
Red de Hartig

Figura 15.8 | **(a)** Las endomicorrizas crecen en el interior de las raíces de árboles y las hifas fúngicas entran en las células. **(b)** Las ectomicorrizas forman un manto de hongos en los extremos de las raíces. Las hifas invaden los tejidos de éstas entre las células. La red se denomina red de Hartig.

Perfil de investigadores | John J. Stachowicz

Departamento de Evolución y Ecología, Centro de Biología Poblacional
Universidad de California, Davis, California

Las interacciones facilitativas o positivas consisten en encuentros entre organismos que benefician al menos a uno de los participantes y no causan daño a ninguno. Se consideran «mutualismos» cuando ambas especies obtienen beneficios de la interacción. Los ecólogos han reconocido desde hace tiempo la existencia de las interacciones mutualistas, aunque la investigación sobre las interacciones positivas sigue siendo mucho menos habitual que la de la competencia y depredación. Más recientemente, sin embargo, los ecólogos han comenzado a apreciar la naturaleza omnipresente de las interacciones positivas y la importancia de éstas en la modificación de poblaciones y la estructuración de comunidades. La investigación del ecólogo marino John Stachowicz se centra en la importancia de la facilitación.

Stachowicz trabaja en los ecosistemas costeros de aguas poco profundas del Sudeste de los Estados Unidos. Los enormes corales coloniales y algas calcificadas que habitan las aguas subtropicales de la región brindan un hábitat adecuado para diversas especies invertebradas y vertebradas. En los hábitats bien iluminados, los corales y algas calcificadas (denominadas algas coralinas) se desarrollan con lentitud en relación con las especies carnosas de algas marinas. La persistencia de los corales parece estar vinculada con la elevada abundancia de herbívoros que restringen el crecimiento de las algas marinas, las cuales se desarrollan en las algas de coral y coralinas, ocasionándoles la muerte. En contraste, la cubierta relativa de los corales es en general baja en hábitats tales como los bancos de arrecifes y los lechos de algas, donde la presencia de herbívoros es menor.

Stachowicz postuló la hipótesis de que el mutualismo juega un importante rol en la distribución de las especies de coral. Si bien los corales suelen vincularse con los coloridos y variados ecosistemas de arrecife de coral de las aguas costeras tropicales y subtropicales, muchos hábitats templados y subárticos mantienen corales, y algunas especies tropicales se desarrollan en lugares en donde la temperatura disminuye a los 10 °C o menos durante algunos meses del año. Una de estas especies es el coral *Oculina arbuscula*.

El coral *Oculina arbuscula* crece al Norte de las aguas costeras de Carolina del Norte, en donde forma densos grupos en hábitats poco iluminados en los que rara vez o nunca se observan algas marinas. En algunas áreas de las aguas costeras, sin embargo, el coral *O. arbuscula* se desarrolla de manera conjunta con las algas marinas en arrecifes naturales y artificiales. Es el único coral de esta región que cuenta con una morfología ramificada de estructura compleja que alberga una epifauna rica en especies. Se sabe que más de 300 especies de invertebrados habitan en las ramas de las colonias de *Oculina*.

¿Cómo logra persistir el coral *O. arbuscula* en estos sistemas bien iluminados de aguas poco profundas? En los hábitats bien iluminados, los corales crecen de forma más lenta que las algas marinas y, aparentemente, la persistencia de los arrecifes de coral se relaciona estrechamente con la elevada abundancia de herbívoros que evitan que las algas marinas se desarrollen en los corales. Cuando los peces herbívoros o erizos de mar se eliminan de los arrecifes tropicales de forma natural o a modo de experimento, la biomasa de algas marinas se incrementa notablemente y los corales se ahogan. Por el contrario, en los arrecifes templados de Carolina del Norte, los peces herbívoros son menos abundantes que en los trópicos, y la biomasa permanente de algas marinas suele ser más elevada. Además, en estos arrecifes templados, los peces herbívoros y erizos alteran la composición de especies de la comunidad de algas marinas al eliminar de forma selectiva la especie preferida, aunque no reducen la biomasa total de algas marinas. Así, la dependencia de los corales en las interacciones positivas con los herbívoros explica el motivo por el que los corales son poco comunes en las latitudes templadas.

Stachowicz sospechaba sobre el rol de un herbívoro clave en estos ecosistemas de arrecife templados: el cangrejo herbívoro *Mithrax forceps*. Postuló la hipótesis de que el éxito del coral *O. arbuscula* en los arrecifes templados se debe a su capacidad de albergar cangrejos herbívoros simbióticos que medían la competencia con las algas marinas invasoras. Con el fin de probar la hipótesis, llevó a cabo experimentos de campo en los que monitorizó la contaminación (crecimiento excesivo de algas marinas) y el desarrollo de corales bajo la presencia y ausencia de los cangrejos. Los experimentos se realizaron en Radio Island Jetty cerca de Beaufort, Carolina del Norte.

En estos experimentos, se clavaron estacas metálicas en el sustrato y se enganchó un coral (previamente pesado) en cada una de ellas. Luego se colocó un cangrejo en un subgrupo de corales, mientras que el resto se dejó desocupado. Al concluir el experimento, se quitaron todas las algas marinas (y otros desarrollos epifíticos) de los corales, se los secó y se los pesó.

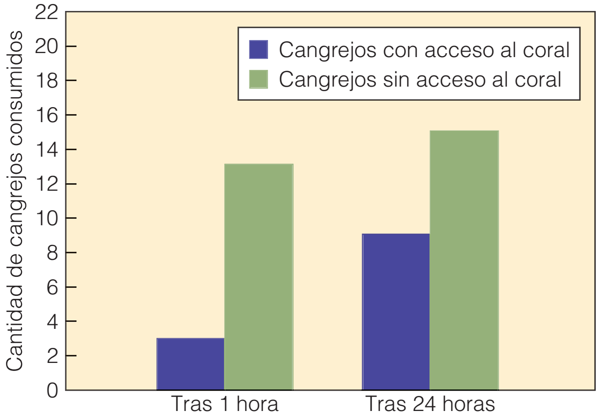


Figura 1 | Depredación de *M. forceps* con y sin acceso a los corales. (Adaptado de Stachowicz 1999.)

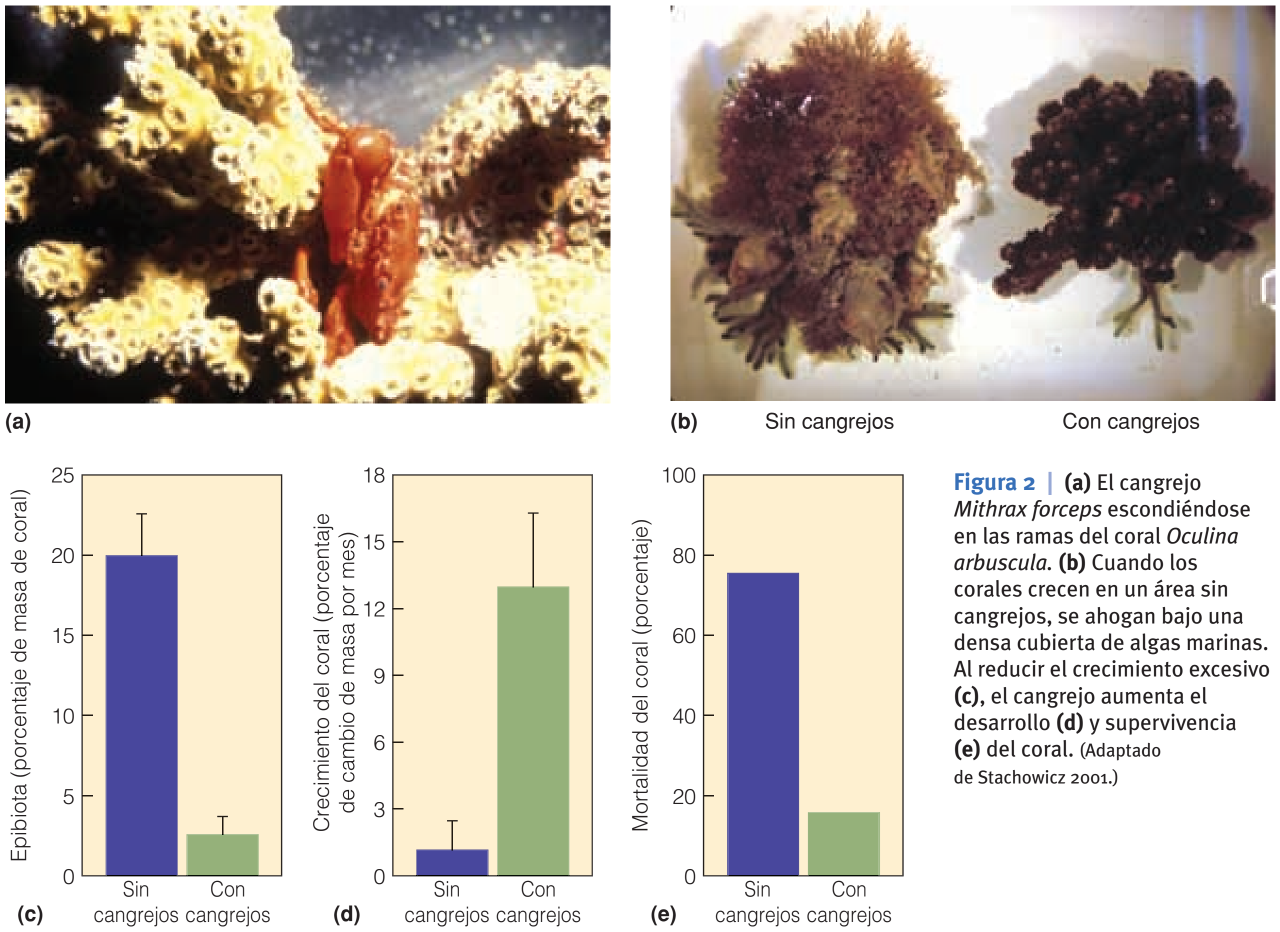


Figura 2 | **(a)** El cangrejo *Mithrax forceps* escondiéndose en las ramas del coral *Oculina arbuscula.* **(b)** Cuando los corales crecen en un área sin cangrejos, se ahogan bajo una densa cubierta de algas marinas. Al reducir el crecimiento excesivo **(c)**, el cangrejo aumenta el desarrollo **(d)** y supervivencia **(e)** del coral. (Adaptado de Stachowicz 2001.)

Tras eliminar las algas marinas, se pesaron los corales de nuevo para medir el crecimiento.

Con el fin de determinar si la relación con el coral *O. arbuscula* reducía la depredación de *M. forceps*, Stachowicz enganchó cangrejos con y sin acceso al coral. Cada uno se verificó tras de 1 y 24 horas con el fin de comprobar si los cangrejos seguían presentes.

Los resultados de los experimentos mostraron claramente una relación mutuamente beneficiosa entre *O. arbuscula* y *M. forceps*. El coral proporciona al cangrejo un refugio contra los depredadores (Figura 1), mientras que el cangrejo defiende al coral del crecimiento excesivo de competidores invasores, mejorando de este modo el desarrollo y la supervivencia del coral (Figura 2).

Las interacciones entre *O. arbuscula* y *M. forceps* presentan consecuencias sobre la población y la comunidad que se extienden más allá de estas dos especies. El cangrejo altera de forma directa la comunidad bentónica, fomentando el desarrollo y supervivencia de su hospedador y asegurando la persistencia de la comunidad variada que se relaciona con la estructura de coral. ●

Bibliografía

Stachowicz, J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51:235-46.

Stachowicz, J. y M. Hay. 1996. Facultative mutualism between an herbivorous crab and a coralline alga: advantages of eating noxious seaweeds. *Oecologia* 105:337-87.

Stachowicz, J. y M. Hay. 1999. Mutualism and coral persistence: the role of herbivore resistance to algal chemical defense. *Ecology* 80:2085-2101.

1. ¿Es posible clasificar la relación entre corales y cangrejos descrita anteriormente como un ejemplo de facilitación o mutualismo forzoso? ¿Se puede determinar esto en base a la información suministrada? En caso negativo, ¿qué información adicional sería necesaria?
2. En los resultados presentados en las Figuras 1 y 2, ¿demostró Stachowicz que las interacciones mutualistas influyen directamente en la eficiencia de las dos especies involucradas?

productores de ganado son los efectos tóxicos de algunas hierbas, en particular el raigrás perenne y la cañuela alta. Estas hierbas están infectadas por hongos endofíticos simbióticos que habitan en el interior de los tejidos vegetales (Figura 15.9). Los hongos (Clavicipitaceae y Ascomycetes) producen compuestos alcaloides en el tejido de las hierbas hospedadoras, que no sólo otorgan un sabor amargo a la hierba, sino que también son tóxicos para los mamíferos que pastan, en particular, los animales domésticos y para algunos insectos herbívoros. En el caso de los mamíferos, los alcaloides ocasionan vasoconstricción en los pequeños vasos sanguíneos del cerebro, produciendo convulsiones, temblores, estupor, gangrena en las extremidades y muerte. Al mismo tiempo, estos hongos parecen estimular el crecimiento de la planta y la producción de semillas. Esta relación simbiótica indica un mutualismo defensivo entre la planta y los hongos. Éstos últimos defienden a la planta hospedadora contra el pastoreo. A cambio de ello, la planta les suministra alimento por medio de los fotosintatos (productos de la fotosíntesis).

Un grupo de especies de hormiga centroamericana (*Pseudomyrmex* spp.) que habita en las espinas hinchadas de las acacias (*Acacia* spp.) constituye un segundo ejemplo de mutualismo defensivo. Además de proporcionar refugio, las plantas suministran una alimentación equilibrada y casi completa para todos los estadios de desarrollo. A cambio de ello, las hormigas protegen a las plantas de los herbívoros. Ante el menor disturbio, las hormigas brotan de los refugios en enjambres, emitiendo olores repulsivos y atacando al intruso hasta que huye.

Quizás uno de los ejemplos mejor documentados de una relación mutualista defensiva es el mutualismo de limpieza que puede observarse en las comunidades de arrecifes de coral entre los camarones o los peces limpiadores y una vasta cantidad de peces. Los peces y camarones limpiadores obtienen alimento al quitar al pez hospedador los ectoparásitos y tejidos enfermos y muertos. Así ofrecen un beneficio para el pez hospedador dado que remueven los materiales dañinos e indeseables. Otro ejemplo del mutualismo de limpieza aparece en ambientes terrestres. El picabuey de pico rojo de África es un ave que se alimenta casi exclusivamente de garrapatas y otros parásitos presentes en la piel de grandes mamíferos como el antílope, el búfalo, el rinoceronte o la jirafa (también ganado doméstico). Siempre se supuso que estas aves reducían de forma significativa el número de garrapatas en el animal hospedador, aunque un estudio reciente del ecólogo Paul Weeks, de la Universidad de Cambridge, cuestiona si esta relación es realmente mutualista. En una serie de experimentos de campo, Weeks descubrió que los cambios en la carga de garrapatas adultas en el ganado no se veían afectados por la exclusión de las aves. Además, los picabueyes picotean un área vulnerable (con frecuencia las orejas) y beben la sangre cuando no hay disponibilidad de parásitos.

15.12 | Los mutualismos pueden ser asimbióticos

Muchas relaciones mutualistas son asimbióticas. En tal caso, los mutualistas viven vidas físicamente separadas pero son interdependientes entre sí para determinada función esencial. La polinización de plantas con flores y la dispersión de semillas nos muestran varios ejemplos de ello. En muchos casos, las relaciones mutualistas evolucionan de la depredación o alguna forma más general de explotación.

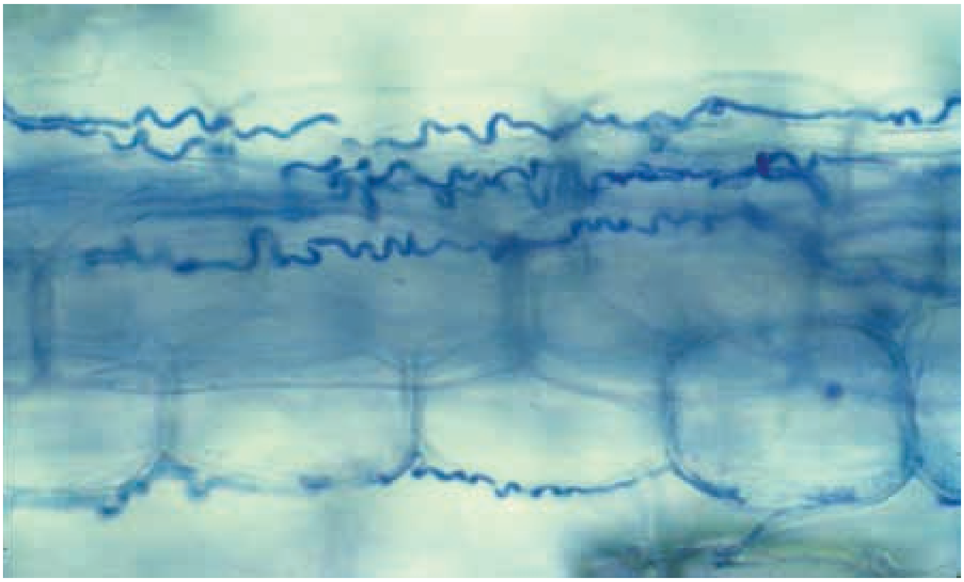


Figura 15.9 | Hongos endofíticos en una hoja de cañuela (*Festuca*).

En las relaciones planta-polinizador, las aves e insectos se aproximan a las plantas para alimentarse de polen. En el transcurso de esta explotación, los animales transportan el polen a otras plantas de la misma especie. Cuando esta interacción permitió incrementar la eficiencia de la planta, pudo haberse producido una selección a favor del desarrollo de mecanismos para mantener la relación, como la producción de néctar rico en azúcar.

Los mutualismos asimbióticos no se limitan por lo general a dos especies. Es posible que una especie forme una relación mutualista con una cantidad de especies vinculadas cualquiera. Debido a que los beneficios de dichos mutualismos, con frecuencia relacionados con la dispersión de semillas y la polinización, se extienden a muchas plantas, polinizadores y dispersores de semillas, estos mutualismos se consideran difusos.

15.13 | Los mutualismos suelen ser necesarios para la polinización

El objetivo de la polinización cruzada es la transferencia de polen de las anteras de una planta al estigma de otra de la misma especie (véase el Apartado 8.2). Algunas plantas simplemente liberan el polen en el viento. Este método funciona bien y representa un bajo coste cuando las plantas crecen en grupos numerosos y homogéneos, como las hierbas y los pinos. Sin embargo, la dispersión por viento puede ser poco fiable cuando los individuos de la misma especie se distribuyen de manera individual o en grupos entre un campo o bosque. En tales circunstancias, la transferencia de polen habitualmente depende de insectos, aves y murciélagos.

Las plantas atraen a ciertos animales por medio de colores, fragancias y olores, los cubren de polen y luego los recompensan con una rica fuente de alimento: el néctar rico en azúcar, el polen rico en proteínas y los aceites ricos en lípidos. El suministro de esta recompensa resulta costoso para las plantas. El néctar y los aceites no tienen valor para las plantas salvo como atractivos para polinizadores potenciales. Representan energía que la planta, de otro modo, emplearía en el crecimiento.

Los nectívoros (animales que se alimentan del néctar) visitan a las plantas para explotar una fuente de alimento. Al alimentarse, inadvertidamente toman polen y lo transportan a la planta siguiente. Salvo raras excepciones, suelen ser generalistas, es decir, se alimentan de diferentes especies vegetales. Debido a que cada especie florece por un breve período de tiempo, los nectívoros dependen de una progresión de plantas con flor en el transcurso de una estación.

Muchas especies de plantas, como la zarzamora, el saúco, la cereza y la vara de oro, también son generalistas. Florecen profusamente y suministran una superabundancia de néctar que atrae a todo tipo de insectos portadores de polen, desde abejas y moscas a escarabajos. Otras plantas son más selectivas: eligen a los visitantes para asegurar cierto grado de eficacia en la transferencia de polen. Estas plantas pueden presentar largas corolas, lo que permite el acceso únicamente a los insectos y picaflores con largas lenguas y picos y desalienta a los insectos pequeños que se alimentan de néctar pero no transportan polen. Algunas plantas cuentan con pétalos cerrados que sólo las abejas grandes logran abrir. Las orquídeas, cuyos individuos se extienden ampliamente por los hábitats, han desarrollado un conjunto de mecanismos precisos para la transferencia y recepción del polen, de modo que éste no se pierda cuando el insecto visita flores de otras especies (Figura 15.10).

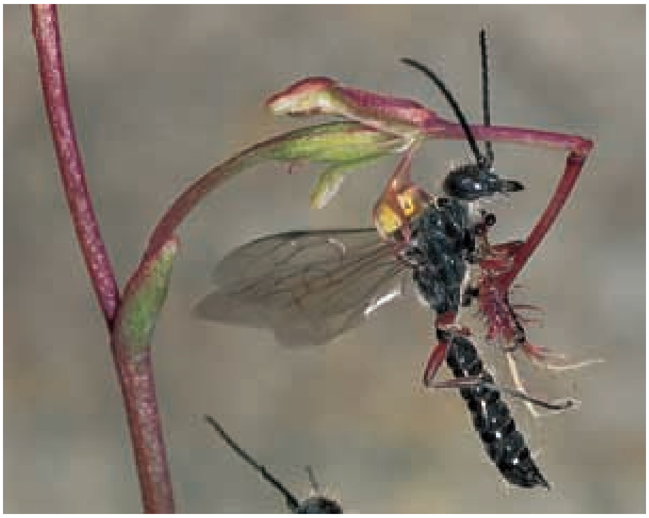


Figura 15.10 | Sólo los machos de una única especie de avispas (*Neozeleboria cryptoides*) polinizan la orquídea *Chiloglottis trapeziformis* del Sudeste de Australia. Una estructura en la flor imita el cuerpo más pequeño de la avispa hembra y emite un olor que se asemeja a las feromonas (señales químicas) producidas por la hembra. Cuando una avispa macho lucha para aparearse con la hembra, el polen se adhiere al cuerpo del insecto, que luego se transfiere a las demás orquídeas.

15.14 | Los mutualismos participan en la dispersión de semillas

Las plantas que tienen semillas demasiado pesadas como para dispersarse por viento dependen de animales para transportarlas a cierta distancia de la planta parental y depositarlas en sitios favorables para la germinación y establecimiento de plantones. Algunos animales dispersadores de semillas de los cuales depende la planta pueden ser también depredadores de semillas, ingiriendo las semillas a modo de alimento. Las plantas que dependen de tales animales producen una enorme cantidad de semillas en su vida reproductiva. La mayoría de las semillas son ingeridas, pero la vasta cantidad

Cuantificando la ecología 15.1 | Modelo de interacciones mutualistas

El modelo más simple de una interacción mutualista entre dos especies es similar al modelo de Lotka-Volterra básico descripto en el Capítulo 13 para dos especies en competencia. La diferencia crucial radica en que, en lugar de que las dos especies afecten entre sí las tasas de crecimiento de forma negativa, las interacciones son positivas. Los coeficientes de competencia α y β se reemplazan por coeficientes de interacción positiva, que reflejan el efecto per cápita de un individuo de la especie 1 en la especie 2 (α_{12}) y el efecto de un individuo de la especie 2 sobre la especie 1 (α_{21}).

$$\text{Especie 1:} \qquad \frac{dN_1}{d_t} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 + \alpha_{21} N_2}{K_1} \right)$$

$$\text{Especie 2:} \qquad \frac{dN_2}{d_t} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 + \alpha_{12} N_1}{K_2} \right)$$

Todos los términos son análogos a los empleados en las ecuaciones de Lotka-Volterra para la competencia interespecífica, con la salvedad de que $\alpha_{21}N_2$ y $\alpha_{12}N_1$ se suman a las respectivas densidades poblacionales (N_1 y N_2) en lugar de restarse.

Este modelo describe una interacción facultativa en lugar de una forzosa, dado que las capacidades de carga de las dos especies son positivas, y cada especie (población) puede crecer ante la ausencia de la otra. En este modelo, la presencia del mutualista compensa el impacto negativo de la población de la especie sobre la capacidad de carga. De hecho, la presencia de una especie incrementa la capacidad de carga de la otra.

A fin de ilustrar este sencillo modelo, es posible definir valores para los parámetros r_1, r_2, K_1, K_2, α_{21} y α_{12}.

$$r_1 = 3{,}22,\ K_1 = 1000,\ \alpha_{12} = 0{,}5$$
$$r_2 = 3{,}22,\ K_2 = 1000,\ \alpha_{21} = 0{,}6$$

Al igual que el modelo de Lotka-Volterra para la competencia interespecífica, es posible calcular la isoclina cero para las dos especies mutualistas que se representan en el modelo descrito anteriormente. La isoclina cero para la especie 1 se resuelve al definir los valores de N_1 y N_2 en donde ($K_1 - N_1 + \alpha_{21}N_2$) equivale a cero. Al igual que el modelo de competencia, debido a que la ecuación constituye una función lineal, es posible definir la línea (isoclina cero) al resolver solamente dos puntos. Del mismo modo, es posible resolver la isoclina para la especie 2. Las isoclinas resultantes se muestran en la Figura 1.

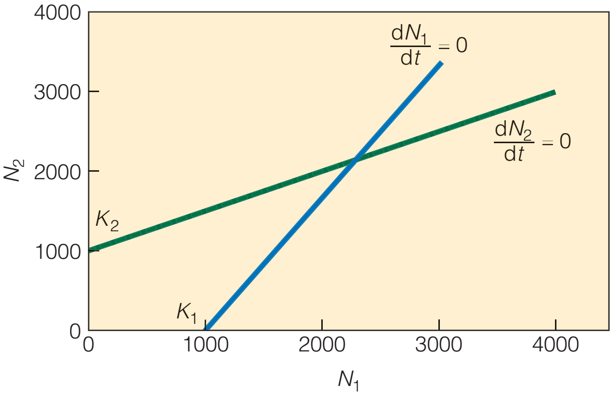


Figura 1 | Isoclinas cero para la especie 1 (N_1) y la especie 2 (N_2) según el modelo de Lotka-Volterra modificado para dos especies mutualistas presentados en el texto.

garantiza que, al menos, unas pocas logren dispersarse, establecerse en un sitio adecuado y germinar.

Por ejemplo, existe una relación mutualista muy estrecha entre los pinos de semillas sin alas del oeste de Norteamérica [el pino blanco (*Pinus albicaulis*), el pino flexible (*Pinus flexilis*), el pino blanco (*Pinus strobiformis*) y el pino piñonero (*Pinus edulis*)] y varias especies de arrendajos [el cascanueces americano (*Nucifraga columbiana*), el piñón (*Gymnorhinus cyanocephalus*), el afelocoma de California (*Aphelocoma californica*) y el arrendajo de Steller (*Cyanocitta stelleri*)]. De hecho, existe una estrecha correlación entre la distribución de estos pinos y arrendajos. La relación es especialmente estrecha entre el cascanueces americano y el pino blanco. La investigación de la ecóloga Diana Tomback de la Universidad de Colorado, Denver, reveló que sólo el cascanueces americano posee la morfología y el comportamiento adecuados para dispersar las semillas del árbol con éxito. El ave carga hasta 50 semillas en sacos en las mejillas por distancias de hasta 20 km del origen y las entierra con suficiente profundidad en el suelo de bosques y campo abiertos a fin de reducir la detección y depredación por roedores.

La dispersión de semillas por hormigas predomina entre diversas plantas herbáceas que crecen en los desiertos

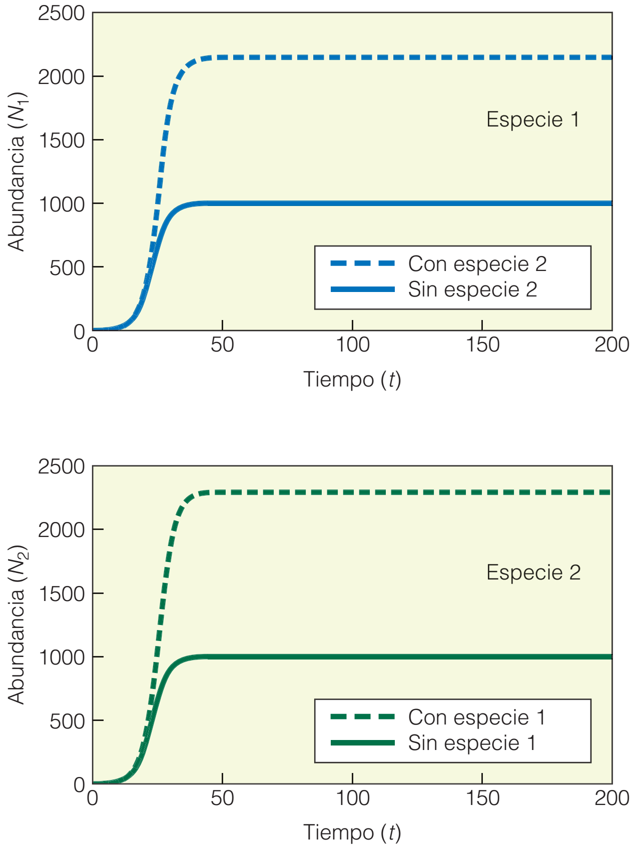


Figura 2 | Trayectorias poblacionales para un par de mutualistas facultativos empleando las ecuaciones presentadas en el texto. Los parámetros para las ecuaciones de Lotka-Volterra se indican en forma de tabla en el texto. Se muestran las proyecciones poblacionales para simulaciones de las ecuaciones con y sin la presencia del mutualista. (Adaptado de Morin 1999.)

Cabe destacar que, a diferencia de los posibles resultados para las ecuaciones de competencia (véase la Figura 13.2), las isoclinas cero se extienden más allá de las capacidades de carga de las dos especies (K_1 y K_2), lo que indica que la capacidad de carga de cada especie de hecho aumenta ante la presencia del mutualista (la otra especie). Si empleamos las ecuaciones para proyectar la densidad de las dos poblaciones en el tiempo (Figura 2), cada especie alcanza una densidad superior ante la presencia de la otra especie que la que obtienen cuando se producen solas (ante la ausencia del mutualista). ●

1. En el gráfico que representa las isoclinas cero mostradas en la Figura 1, indique los cuatro puntos enumerados a continuación y señale la dirección de cambio para ambas poblaciones.

$$(N_1, N_2) = 500, 500$$
$$(N_1, N_2) = 3500, 3000$$
$$(N_1, N_2) = 3000, 1000$$
$$(N_1, N_2) = 1000, 3000$$

2. ¿Qué resultado indican las isoclinas respecto de la interacción entre estas dos especies?

del Sudoeste de los Estados Unidos, los matorrales de Australia y los bosques caducifolios del Este de Norteamérica. Estas plantas, denominadas **mirmecócoras**, cuentan con un cuerpo alimentario en la cáscara de la semilla llamado **eliosoma** que atrae a las hormigas. Con la apariencia de un tejido brillante en la cáscara de la semilla, el eliosoma contiene determinados compuestos químicos esenciales para las hormigas. Éstas transportan las semillas al nido, en donde cortan el eliosoma y lo ingieren o lo entregan a las larvas a modo de alimento. Las hormigas descartan la semilla intacta en las galerías abandonadas del nido. El área alrededor de los hormigueros es más rica en nitrógeno y fósforo que el suelo circundante, lo que proporciona un sustrato adecuado para los brotes. Más aún, al transportar a las semillas lejos de la planta parental, las hormigas reducen de forma significativa las pérdidas por roedores que se alimentan de semillas. Las plantas pueden encerrar las semillas en un fruto nutritivo y atractivo para los animales que se alimentan de frutos: los frugívoros. Éstos no son depredadores de semillas; sólo se alimentan del tejido que rodea a la semilla y, salvo por algunas excepciones, no dañan la semilla. La mayoría de los frugívoros no dependen exclusivamente de los frutos, que tienen únicamente una disponibilidad estacional y son deficientes en proteínas.

A fin de utilizar a los animales frugívoros como agentes de dispersión, las plantas deben atraerlos en el momento indicado. La coloración críptica, como los frutos verdes sin madurar entre las hojas verdes, la textura desagradable, las sustancias repelentes y las cubiertas externas duras sirven para desalentar el consumo de frutos no maduros. Cuando las semillas maduran, los animales que se alimentan de frutos son atraídos por los olores atractivos, texturas suaves, mayores contenidos de azúcar y aceite y el «marcado» de los frutos con colores.

La mayoría de las plantas tienen frutos que pueden explotarse por una gran cantidad de animales dispersadores. Estas plantas llevan a cabo la dispersión por cantidad: el esparcimiento de una vasta cantidad de semillas con la intención de que algún consumidor deje caer unas semillas en un sitio favorable. Esta es la estrategia utilizada con mayor frecuencia, aunque no de forma exclusiva, por las plantas de regiones templadas, en las cuales las aves y mamíferos que se alimentan de frutos rara vez se especializan en un solo tipo de fruto y no dependen exclusivamente de ellos para sobrevivir. Los frutos en general son suculentos y ricos en azúcares y ácidos orgánicos. Contienen semillas pequeñas con cáscaras duras que son resistentes a las enzimas digestivas, lo que permite que las semillas pasen por el tracto digestivo sin sufrir daño alguno. Estas semillas no pueden germinar salvo que se hayan acondicionado o escarificado en el recorrido por el tracto digestivo. Una gran cantidad de semillas pequeñas se dispersan de este modo, aunque pocas se depositan en sitios adecuados.

En los bosques tropicales, entre el 50 y 75 por ciento de las especies arbóreas producen frutos carnosos cuyas semillas se dispersan mediante animales. Rara vez estos frugívoros establecen una relación forzosa con los frutos de los que se alimentan, aunque una gran cantidad de murciélagos que se alimentan de frutos tropicales constituyen la excepción a esta regla.

15.15 | El mutualismo puede afectar la dinámica poblacional

El mutualismo resulta fácil de apreciar a nivel individual. Es posible observar la interacción entre un hongo ectomicorrizo y el roble o pino hospedador, contabilizar las bellotas dispersadas por ardillas y arrendajos y medir el coste de dispersión de los robles en términos de las semillas consumidas. El mutualismo mejora el crecimiento y reproducción del hongo, el roble y los depredadores de semillas. ¿Pero cuáles son las consecuencias a nivel de la población y la comunidad?

El mutualismo se produce a nivel poblacional sólo si la tasa de crecimiento de la especie A aumenta con la densidad creciente de la especie B y viceversa (véase Cuantificando la ecología 15.1: Modelo de interacciones mutualistas). Para los mutualistas simbióticos en los que la relación es forzosa, la influencia es directa. Si se elimina a la especie A, la población de la especie B dejará de existir. Si las esporas ectomicorrizas no logran infectar las raíces de los pinos jóvenes, los hongos no se desarrollarán. Si el pino joven que invade un campo carente de nutrientes no consigue un simbionte micorrizo, no crecerá bien o ni siquiera se desarrollará.

La distinción del rol de los mutualismos asimbióticos, o incluso las interacciones facultativas, en la dinámica poblacional puede resultar más complicada. Como se presentó en los Apartados 15.13 y 15.14, las relaciones mutualistas son habituales en la reproducción de plantas, en las que las especies vegetales suelen depender de especies animales para la polinización, dispersión de semillas o germinación. Si bien en algunos casos las relaciones entre polinizadores y algunas flores son tan estrechas que la pérdida de uno podría producir la extinción del otro, en la mayoría de los casos los efectos son más sutiles y exigen estudios demográficos detallados para determinar las consecuencias en la eficiencia de una especie.

Cuando la interacción mutualista es difusa, en la que participan varias especies, como suele ser el caso de los sistemas de polinización y la dispersión de semillas por frugívoros, la influencia de las interacciones específicas entre una especie y otra resulta difícil de determinar. En otros casos, la relación mutualista entre dos especies puede estar mediada o facilitada por una tercera especie, del mismo modo que los organismos vectores y hospedadores inter-

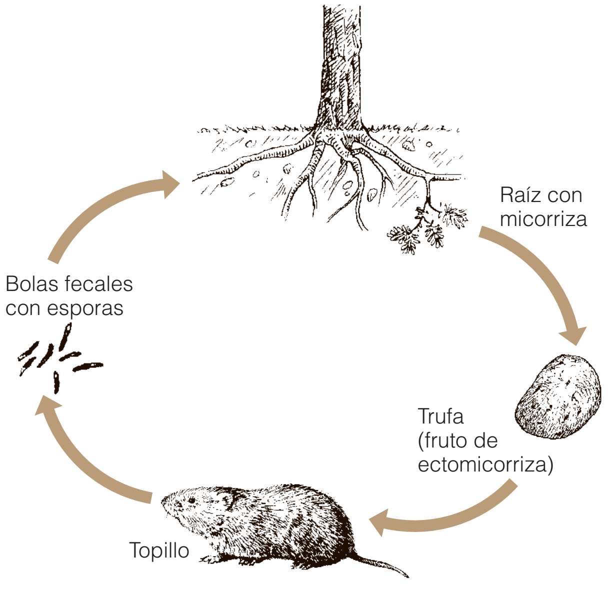


Figura 15.11 | Un mutualismo en el que participan tres especies e interacciones simbióticas y asimbióticas. Los topillos se alimentan de trufas, los cuerpos subterráneos que dan los frutos de algunas micorrizas. Las esporas se concentran en las bolas fecales. Los topillos sirven para dispersar las esporas en los lugares en donde puedan infectar a nuevas plantas hospedadoras.

mediarios en las interacciones parásito-hospedador. Las relaciones mutualistas entre las coníferas, las micorrizas y los topillos en los bosques del Noroeste del Pacífico, descritas por el ecólogo Chris Maser de la Universidad de Puget Sound (Washington) y sus colegas, constituyen un ejemplo de ello (Figura 15.11). Las coníferas dependen de los hongos micorrizos relacionados con las raíces para obtener nutrientes del suelo. A cambio de ello, las micorrizas dependen de las coníferas para recibir energía en forma de carbono (véase el Apartado 15.10). Las micorrizas también presentan una relación mutualista con los topillos, que se alimentan de los hongos y dispersan las esporas, infectando las raíces de otras coníferas.

Quizás la mayor limitación en la evaluación del rol del mutualismo en la dinámica poblacional es que muchas relaciones mutualistas, si no la mayoría, surgen de una interacción indirecta en la que las especies afectadas nunca entran en contacto. Las especies mutualistas influyen en la eficiencia o la tasa de crecimiento poblacional de la otra de forma indirecta, por medio de una tercera especie o la alteración del ambiente local (modificación del hábitat), temas que se retomarán en la Sexta parte. El mutualismo puede asimismo tener la misma importancia que la competencia o depredación en la dinámica poblacional y la estructuración comunitaria.

Resumen

Características de los parásitos (15.1)

El parasitismo es una situación en la que dos organismos conviven, en la cual uno obtiene nutrientes a expensas del otro. La infección parasitaria puede conducir a enfermedades. Los microparásitos incluyen virus, bacterias y protozoos. Son de tamaño pequeño, tienen un breve lapso intergeneracional, se multiplican con rapidez en el hospedador, tienden a producir inmunidad y se expanden por medio de la transmisión directa. Por lo general se relacionan con las densas poblaciones del hospedador. Los macroparásitos son relativamente grandes en tamaño e incluyen lombrices, piojos, garrapatas, pulgas, royas, tizones, hongos y otras formas parasitarias. Presentan un lapso intergeneracional más prolongado y rara vez se multiplican directamente en el hospedador, persisten con la reinfección permanente y se expanden mediante la transmisión directa e indirecta.

Relaciones parásito hospedador (15.2)

Los parásitos explotan cualquier hábitat concebible en los organismos hospedadores. Muchos se especializan para habitar en determinados sitios, como la raíz de una planta o el hígado de un animal. El problema de los parásitos es encontrar el acceso y la salida del hospedador. Los ciclos vitales de los parásitos se desarrollan en torno a estos dos problemas.

Transmisión directa (15.3)

La transmisión para muchas especies de parásitos se lleva a cabo de forma directa de un hospedador a otro, mediante el contacto físico o por medio del aire, agua u otro sustrato.

Transmisión indirecta (15.4)

En el caso de otros parásitos, la transmisión entre hospedadores se realiza por medio de otros organismos, denominados vectores. Estos portadores se convierten en los hospedadores intermediarios de algún estadio de desarrollo o infección del parásito.

Hospedadores intermediarios (15.5)

Otras especies de parásitos requieren más de un tipo de hospedador. La transmisión indirecta los transporta del hospedador definitivo al intermediario y nuevamente al definitivo. La transmisión indirecta suele depender de los hábitos alimentarios de los organismos hospedadores.

Respuesta frente a la infección (15.6)

Los hospedadores responden a las infecciones parasitarias mediante cambios en el comportamiento, inflamaciones en el sitio de infección y la activación subsiguiente del sistema inmune.

Influencia en la mortalidad y la reproducción (15.7)

Una fuerte carga parasitaria puede reducir la reproducción del organismo hospedador. Si bien la mayoría de los parásitos no matan a sus hospedadores, la mortalidad puede producirse como resultado de factores secundarios. En consecuencia, los parásitos reducen la fecundidad e incrementan las tasas de mortalidad de la población hospedadora.

Respuesta poblacional (15.8)

Bajo determinadas condiciones, el parasitismo puede regular una población hospedadora. Cuando se introducen en una población que no ha desarrollado mecanismos de defensa, los parásitos se expanden con rapidez, lo que conduce a elevadas tasas de mortalidad de la especie hospedadora y, en algunos casos, a una virtual extinción de la misma.

Relaciones mutualistas (15.9)

El mutualismo es una relación recíproca positiva entre dos especies que puede haberse desarrollado a partir de relaciones depredador presa u hospedador-parásito. La simbiosis describe la relación en la que los dos mutualistas conviven físicamente.

Las relaciones simbióticas suelen ser forzosas para una o ambas especies involucradas.

Absorción de nutrientes (15.10)

Los mutualismos simbióticos participan en la absorción de nutrientes de plantas y animales. Las cámaras estomacales de un rumiante contienen grandes poblaciones de bacterias y protozoos que llevan a cabo el proceso de la fermentación. Algunas especies vegetales cuentan con una relación mutualista con bacterias fijadoras de nitrógeno que infectan y forman nódulos en las raíces. Las plantas suministran carbono a las bacterias, mientras que éstas últimas proporcionan nitrógeno a la planta. Los hongos forman relaciones micorrizas con las raíces de una planta, lo que contribuye a la absorción de nutrientes. A cambio de ello, obtienen energía en forma de carbono de la planta hospedadora.

Los mutualismos implican defensa (15.11)

Otras relaciones mutualistas se vinculan con la defensa del organismo hospedador.

Mutualismos asimbióticos (15.12)

Muchas relaciones mutualistas son asimbióticas. Los mutualistas viven vidas físicamente separadas, aunque son interdependientes entre sí para determinada función esencial.

Polinización (15.13)

Los mutualismos asimbióticos son parte de la polinización de muchas especies de plantas con flor. El polinizador extrae el néctar de la flor y, al hacerlo, reúne e intercambia polen con otras plantas de la misma especie. Con el fin de reducir el derroche de polen, algunas plantas poseen estructuras morfológicas que sólo permiten el acceso al néctar a determinados animales.

Dispersión de semillas (15.14)

El mutualismo también es parte de la dispersión de semillas. Algunos animales dispersadores de semillas de los cuales depende la planta pueden ser asimismo depredadores de semillas, ingiriendo las semillas como alimento. Las plantas que dependen de estos animales deben producir una vasta cantidad de semillas a fin de asegurar que unas pocas logren dispersarse, establecerse en un sitio favorable y germinar. En otros casos pueden encerrar las semillas en un fruto nutritivo y atractivo para los frugívoros (animales que se alimentan de frutos). Los frugívoros no son depredadores de semillas. Sólo se alimentan del tejido que rodea la semilla y, salvo algunas excepciones, no la dañan.

Dinámica poblacional (15.15)

Las relaciones mutualistas, tanto directas como indirectas, pueden afectar la dinámica poblacional de maneras que se están comenzando a apreciar y comprender.

Preguntas de estudio

1. En la depredación y el parasitismo un organismo (especie) obtiene energía y nutrientes del consumo de otro organismo. ¿De qué manera difieren ambos procesos?
2. Para el trematodo parásito analizado en el Apartado 15.7, la infección comienza cuando los caracoles que pastan en las algas ingieren de forma accidental los huevos de dicho gusano. Éstos luego se convierten en gusanos que evitan la reproducción del caracol. A su vez, el caracol infectado nutre las larvas de gusanos en crecimiento, que finalmente alcanzan un estadio de nado libre y abandonan el caracol en busca del segundo hospedador, o intermediario, el fúndulo de California. Al viajar al cerebro del pez, el gusano hace que el pez se comporte de manera diferente a los demás fúndulos, sacudiéndose cerca de la superficie del agua. Esta conducta atrae a depredadores como las garzas, las cuales, a su vez, se convierten en el hospedador para el gusano adulto. Por último, el trematodo adulto se establece de forma definitiva en el intestino del ave, donde libera miles de huevos que se depositan nuevamente en las marismas por medio de las heces, completando el ciclo vital del parásito. ¿Cómo pudo haberse desarrollado este complejo ciclo vital?
3. ¿De qué manera una distribución fragmentada o aglutinada de hospedadores afecta la expansión de los parásitos? ¿Qué distribución espacial de hospedadores (aleatoria, uniforme o aglutinada) dificultaría en mayor grado la transmisión de parásitos de un hospedador a otro?
4. ¿Qué es el mutualimo? Señale algunos ejemplos de mutualismo y analícelos de forma crítica. ¿Son realmente mutualistas?
5. Indique las diferencias entre la simbiosis, el mutualismo simbiótico forzoso y el mutualismo simbiótico no forzoso.
6. ¿Es la depredación de frutos una manera arriesgada de distribuir las semillas? ¿Por qué?
7. ¿Es el mutualismo una explotación recíproca o dos especies actuando de forma conjunta para beneficio mutuo?

Bibliografía adicional

Barth, F. G. 1991. *Insects and flowers: The biology of a partnership.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Si bien es técnica, esta monografía presenta un excelente resumen de la ecología de las interacciones planta-polinizador.

Boucher, D. H., ed. 1985. *The biology of mutualism.* Londres: Croom Helm.

Este volumen ofrece varios ejemplos que describen el rango de relaciones mutualistas consideradas en este capítulo.

Dobson, A. P. y E. R. Carper. 1996. Infectious diseases and human population history. *BioScience* 46:115-25.

Una revision interesante y bien escrita sobre el rol de las enfermedades infecciosas en la historia de la población humana.

Futuyma, D. J. y M. Slatkin, eds. 1983. *Coevolution.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Este volumen editado proporciona un excelente resumen de la investigación en el campo de la coevolución.

Handel, S. H. y A. J. Beattie. 1990. Seed dispersal by ants. *Scientific American* 263:76-83.

Este resumen ofrece un excelente debate sobre la relación mutualista entre las hormigas y las plantas.

Moore, J. 1984. Parasites that change the behaviour of their host. *Scientific American* 250:108-15.

Una excelente introducción a este fascinante campo de investigación.

Muscatine, L. y J. W. Porter. 1997. Reef corals: Mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments. *BioScience* 27:454-60.

Una excelente introducción a la ecología de los corales y la relación simbiótica que forma la base de una vasta diversidad de ecosistemas acuáticos del planeta.

Stachowicz, J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51:235-46.

Constituye una excelente revisión del rol de las interacciones positivas en la dinámica poblacional y la estructura comunitaria. Proporciona numerosos ejemplos bien ilustrados de la investigación actual en este creciente campo de investigación.

Sexta parte | Ecología de comunidades

Capítulo 16 Estructura de las comunidades P. 350
Capítulo 17 Factores que influyen en la estructura de las comunidades P. 370
Capítulo 18 Dinámica de las comunidades P. 391
Capítulo 19 Ecología del paisaje P. 416

Cuando los primeros europeos se establecieron en Norteamérica y exploraron la región oriental del río Mississippi, encontraron un paisaje a una escala que no se parecía a ninguna de las que habían conocido en Europa. El paisaje arbolado del Este daba lugar a una gran extensión de hierba y flores silvestres. Las praderas de hierba eran algo común en terreno europeo, pero estos pastizales parecían extenderse sin fin hacia el Oeste. Las praderas de Norteamérica alguna vez cubrieron una gran porción del continente, desde Illinois e Indiana en el Este hasta las Montañas Rocosas en el Oeste y desde Canadá en el Norte hasta Texas al Sur. Hoy, sólo queda el 1% de esas praderas, la mayoría en pequeñas parcelas aisladas, resultado de una transformación a escala continental de esta región debida a la agricultura.

En un intento por revertir la pérdida de los ecosistemas de pradera, en la década de 1960 se realizaron acciones en la región central de los Estados Unidos, como en Illinois, Minnesota y Wisconsin, para reintroducir especies autóctonas de plantas en las degradadas áreas de pastoreo y las tierras de labranza abandonadas. Estos primeros esfuerzos fueron, en efecto, un intento por reconstruir las comunidades autóctonas de las praderas: el conjunto de especies animales y vegetales que alguna vez ocuparon esas áreas. Pero ¿cómo se empieza a reconstruir una comunidad ecológica? ¿Puede una comunidad construirse simplemente juntando un conjunto de especies en un lugar? Muchos de los primeros esfuerzos de restauración fracasaron. Estos intentos suponían la plantación de todas las plantas nativas disponibles en forma de semillas, a menudo en pequeñas parcelas rodeadas de tierras de cultivo. Las especies de plantas nativas crecieron, pero con el tiempo se deterioraron. Los primeros esfuerzos fracasaron porque no le dieron importancia al papel de las perturbaciones naturales para mantener esas comunidades. El fuego ha sido históricamente una característica importante de la pradera y muchas de sus especies estaban adaptadas a los incendios periódicos. En ausencia de fuego, las especies vegetales autóctonas fueron rápidamente desplazadas por especies no autóctonas de las praderas adyacentes.

Las comunidades de las praderas se caracterizan por una diversa selección de especies vegetales que difieren en el tiempo de germinación, crecimiento y reproducción durante la estación de crecimiento. El resultado es un patrón variable de poblaciones de plantas a través del tiempo que proveen unos recursos básicos constantes para las especies animales, durante todo el año. Los intentos de restauración que no incluyeron este complemento completo de especies vegetales, no fueron capaces de atraer y mantener a las especies animales que caracterizaban a las comunidades nativas de las praderas.

El tamaño del área restaurada fue generalmente un factor clave en su fracaso. Las parcelas pequeñas y aisladas tendían a tener especies con bajos tamaños poblacionales y que por lo tanto tenían tendencia a extinguirse. Estas pequeñas parcelas aisladas estaban muy lejos de otras parcelas de praderas nativas para la dispersión natural de sus especies, tanto vegetales como animales. Las parcelas aisladas a menudo carecían de las especies polinizadoras apropiadas que son necesarias para la reproducción exitosa de la planta.

Se ha aprendido mucho de estos primeros intentos de restaurar comunidades naturales y muchos de ellos han tenido éxito. Las praderas restauradas del *Fermi Nacional Accelerator Laboratory*, en el Norte de Illinois, son el producto de 40 años de esfuerzo y hoy cuentan con aproximadamente 1.000 acres, actualmente la superficie de praderas restauradas más grande del mundo.

Los intentos por restaurar comunidades dan lugar a innumerables preguntas sobre la estructura y la dinámica de las comunidades ecológicas, preguntas que de una manera u otra han sido fundamentales para el estudio de las comunidades ecológicas durante más de un siglo. La comunidad ecológica se define como el conjunto de especies vegetales y animales que ocupan un área. Algunas especies son abundantes dentro del área, teniendo tamaños poblacionales grandes, mientras que otras son escasas, siendo representadas por un pequeño número de individuos. ¿Qué controla la abundancia relativa de las especies dentro de la comunidad? ¿Son todas las especies igualmente importantes para el funcionamiento y el mantenimiento de la comunidad? ¿Cómo interactúa cada especie con las demás? Estas interacciones ¿funcionan para restringir o para aumentar la presencia de otras especies? ¿Cómo cambian las comunidades a través del tiempo? ¿Cómo influye el tamaño de la comunidad en el número de especies que puede mantener? ¿Cómo interactúan las diferentes comunidades en los paisajes más grandes?

En la Sexta parte exploraremos estas cuestiones, a partir de nuestra comprensión de las interacciones entre las especies desarrollada en la Quinta parte. Comenzaremos en el Capítulo 16 por examinar las propiedades de las comunidades ecológicas, su estructura biológica y física, y cómo la estructura de las comunidades cambia a lo largo del paisaje. En el Capítulo 17 examinaremos los factores que influyen en la estructura de las comunidades ecológicas. Comenzaremos con el concepto del nicho fundamental de las especies y continuaremos con la forma en que las adaptaciones al ambiente físico (véase la Tercera parte) influyen en la distribución y la abundancia de las poblaciones de las especies (véase la Cuarta parte). Luego examinaremos cómo las interacciones que suceden entre las especies, tanto las positivas como las negativas, funcionan para modificar la distribución potencial y la abundancia de las especies dentro de un área, para determinar, por lo tanto, la estructura de la comunidad. En el Capítulo 18, exploraremos la naturaleza dinámica de la estructura de la comunidad; cómo la abundancia relativa de las especies cambia a través del tiempo. Finalmente, en el Capítulo 19, examinaremos cómo los patrones del ambiente físico (clima, geografía, topografía y suelos), los agentes de perturbaciones y los procesos bióticos interactúan para crear un mosaico de comunidades en la extensión del paisaje y cómo la distribución espacial de estas comunidades influyen en su dinámica.

Como veremos en los siguientes capítulos, las comunidades ecológicas son más que un conjunto de especies cuya distribución geográfica se superpone. Las comunidades ecológicas representan una compleja red de interacciones, cuya naturaleza cambia cuando las condiciones ambientales varían en espacio y tiempo.

Capítulo 16 | Estructura de las comunidades

16.1 El número de especies y su abundancia relativa definen la diversidad
16.2 La supremacía numérica define la dominancia
16.3 Las especies clave influyen en la estructura de la comunidad de manera no proporcional a su cantidad
16.4 Las redes tróficas describen las interacciones entre las especies
16.5 Las especies dentro de una comunidad pueden clasificarse en grupos funcionales
16.6 Las comunidades tienen una estructura física definitiva
16.7 La zonación es el cambio espacial en la estructura de la comunidad
16.8 Generalmente es difícil definir los límites entre las comunidades
16.9 Dos visiones contrastadas de la comunidad

Cuando caminamos por un bosque o nadamos por un arrecife de coral, vemos un conjunto de individuos de diferentes especies: plantas y animales que conforman las poblaciones locales. Al compartir sus ambientes y hábitats, estas especies vegetales y animales interactúan de diferentes maneras. El grupo de especies que ocupa un área determinada, interactuando tanto directa como indirectamente, se denomina comunidad. Esta definición abarca el concepto de comunidad en su sentido más amplio. Es un concepto espacial: el conjunto de especies que ocupan un lugar que posee un límite definido. Debido a que generalmente los ecólogos no estudian la comunidad completa, el término *comunidad* es utilizado en un sentido más restringido; se refieren a un subsistema de especies, como comunidades de plantas, pájaros (aves), mamíferos pequeños o peces. Esta utilización del término comunidad sugiere una relación o similitud entre los miembros de su taxonomía, en la respuesta al ambiente o en la utilización de recursos.

La definición de comunidad también reconoce que las especies que habitan en una asociación estrecha deben interactuar. Deben competir por los recursos compartidos, como alimento, luz, espacio o humedad. Una puede depender de otra como fuente de alimentación. Pueden suministrarse ayuda mutua o pueden no tener efectos directos una sobre otra.

Como la población, una comunidad posee atributos que difieren de aquellos individuos que la componen y que tienen significado sólo con referencia al conjunto. Estos atributos incluyen el número de especies, su abundancia relativa, la naturaleza de sus interacciones y la estructura física (definido principalmente por la forma de crecimiento de los componentes vegetales de la comunidad). En este capítulo, examinaremos las propiedades que definen la estructura de la comunidad y en los capítulos que siguen centraremos nuestra atención en los procesos que influyen en la estructura y la dinámica de las comunidades.

16.1 | El número de especies y su abundancia relativa definen la diversidad

La mezcla de especies, tanto en su número como en su abundancia relativa, define la estructura biológica de una comunidad. La medida más simple de la estructura de la comunidad es el recuento del número de especies que existen dentro de ella, lo que se denomina **riqueza de especies** (Véase Cuestiones de ecología: La medición de la diversidad biológica).

Sin embargo, dentro del conjunto de especies que componen la comunidad, no todas son igualmente abundantes. Podemos descubrir esta característica si contamos todos los individuos de cada especie en una serie de muestras dentro de la comunidad y determinamos qué porcentaje de cada una contribuye al número total de individuos de todas las especies. Esta medida se conoce como **abundancia relativa**.

Como ejemplo, se representan en las Tablas 16.1 y 16.2 las muestras que representan la composición de especies de árboles de dos comunidades forestales. La muestra del primer bosque consiste en 24 especies. Dos de ellas, el tulipero de Virginia y el roble blanco produjeron casi el 44 por ciento del número total de individuos. Los siguientes cuatro árboles más abundantes, roble negro, arce azucarero, arce rojo y haya americana, produjeron cada una poco más del 5 por ciento del total. Nueve especies oscilaron entre 1,2 y 4,7 por ciento y las nueve especies restantes del grupo representaron alrededor del 0,5 por ciento. El segundo bosque presentó una imagen un tanto diferente. Esta comunidad consistió de 10 especies de las cuales dos, el tulipero de Virginia y el sasafrás produjeron alrededor del 24 por ciento de la densidad total de los árboles.

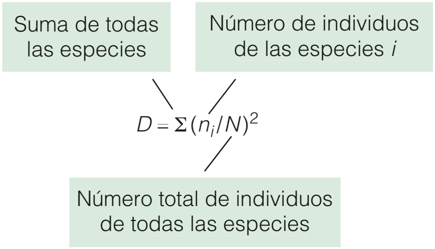
Aunque ambas comunidades forestales ilustran el patrón de unas pocas especies comunes asociadas con otras más raras, estos dos bosques mostraron algunas diferencias en sus patrones de riqueza de especies y de abundancia relativa. Un método común utilizado para comparar los patrones de riqueza de especies y abundancia entre comunidades consiste en representar mediante una gráfica la abundancia relativa de cada especie en relación al rango, donde el rango está definido por el orden de las especies de la más a la menos abundante. Entonces, la especie más abundante estará representada primero en el eje *x*, con su correspondiente valor en el eje *y,* que es el valor de la abundancia relativa. Este proceso se continúa hasta que se representan todas las especies. El gráfico resultante se denomina **diagrama rango-abundancia**. Las curvas de rango-abundancia para los dos bosques presentados en las Tablas 16.1 y 16.2 se muestran en la Figura 16.1.

Como se puede observar en el diagrama de rango-abundancia, estas dos comunidades de bosque difieren en la riqueza de especies y en la forma en que se distribuyen los individuos de cada especie (abundancia relativa). La primera comunidad forestal ha tenido tanto mayor riqueza de especies como una distribución más equitativa de los individuos de cada especie, lo que se denomina **equitatividad de las especies**. La mayor riqueza de especies se refleja por la mayor extensión de la curva de rango-abundancia (número de especies) y la distribución más equitativa de los individuos de cada especie (equitatividad de la especie) se indica por la gradiente más gradual de la curva de rango-abundancia.

Aunque el procedimiento gráfico de los diagramas de rango-abundancia puede utilizarse para evaluar visualmente (interpretar) diferencias en la estructura biológica de las comunidades, estos diagramas no cuantifican las diferencias observadas. Los ecólogos solucionan esta necesidad con el desarrollo de **índices de diversidad**, que consideran tanto el número como la abundancia relativa de las especies dentro de la comunidad.

Uno de los índices de diversidad más simples y más utilizados es el índice de Simpson. El término *índice de diversidad de Simpson* puede referirse realmente a cualquiera de los tres índices relacionados.

El índice de Simpson (*D*) mide la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar de una muestra pertenezcan a la misma especie (categoría):


$$D = \Sigma(n_i/N)^2$$
Suma de todas las especies
Número de individuos de las especies *i*
Número total de individuos de todas las especies

El valor de *D* oscila entre 0 y 1. En ausencia de diversidad, donde hay sólo una especie presente, el valor de *D* es 1. Cuando la riqueza y la equitatividad de la especie se incrementan, el valor se aproxima a 0.

Dado que cuanto mayor sea el valor de *D*, menor es la diversidad, se resta 1 a *D* para obtener:

$$\text{Índice de la diversidad de Simpson} = 1 - D$$

El valor de este índice también oscila entre 0 y 1, pero ahora el valor se incrementa con la diversidad. En ese caso, el índice representa la posibilidad de que dos individuos seleccionados al azar de una muestra pertenezcan a diferentes especies.

Otro método utilizado es tomar la inversa de *D*:

$$\text{Índice inverso de Simpson} = \frac{1}{D}$$

Este índice es el más utilizado y se denomina *Índice de la diversidad de Simpson*. El menor valor posible de este índice es 1, y representa una comunidad que contiene sólo una especie. Cuanto mayor es el valor, mayor es la diversidad. El valor máximo es el número de especies de la comunidad (riqueza de especie). Por ejemplo, hay 10 especies de

Tabla 16.1 | **Estructura de un bosque de hojas caducifolias adultas ubicadas en el Noroeste de Virginia**

Especies	Número de individuos	Abundancia relativa (porcentaje total de individuos)
Tulípero de Virginia *(Liriodendron tulipifera)*	76	29,7
Roble blanco *(Quercus alba)*	36	14,1
Roble negro *(Quercus velutina)*	17	6,6
Arce azucarero *(Acer saccharum)*	14	5,4
Arce rojo *(Acer rubrum)*	14	5,4
Haya americana (*Fagus grandifolia)*	13	5,1
Sasafrás *(Sassafras albidum)*	12	4,7
Roble americano *(Quercus rubra)*	12	4,7
Nogal de núez falsa *(Carya tomentosa)*	11	4,3
Guinda *(Prunus serotina)*	11	4,3
Olmo americano *(Ulmus rubra)*	10	3,9
Carias blancas *(Carya ovata)*	7	2,7
Carias amargas *(Carya cordiformis)*	5	2,0
Nogal americano *(Carya glabra)*	3	1,2
Cornejo florido *(Cornus florida)*	3	1,2
Fresno blanco *(Fraxinus americana)*	2	0,8
Carpe *(Carpinus carolinia)*	2	0,8
Árbol de los pepinos *(Magnolia acuminata)*	2	0,8
Olmo americano *(Ulmus americana)*	1	0,39
Nogal negro *(Juglans nigra)*	1	0,39
Arce negro *(Acer nigra)*	1	0,39
Falsa acacia *(Robinia pseudoacacia)*	1	0,39
Oxydendrum *(Oxydendrum arboreum)*	1	0,39
Árbol del cielo *(Ailanthus altissima)*	1	0,39
	256	100,00

Tabla 16.2 | **Estructura de un segundo bosque caducifolio ubicado en el noroeste de Virginia**

Especies	Número de individuos	Abundancia relativa (porcentaje total de individuos)
Tulípero de Virginia *(Liriodendron tulipifera)*	122	44,5
Sasafrás *(Sassafras albidum)*	107	39,0
Guinda *(Prunus serotina)*	12	4,4
Árbol de los pepinos *(Magnolia acuminata)*	11	4,0
Arce rojo *(Acer rubrum)*	10	3,6
Roble americano *(Quercus rubra)*	8	2,9
Nogal blanco *(Juglans cinerea)*	1	0,4
Carias blancas *(Carya ovata)*	1	0,4
Haya americana *(Fagus grandifolia)*	1	0,4
Arce azucarero *(Arce saccharum)*	1	0,4
	274	100,00

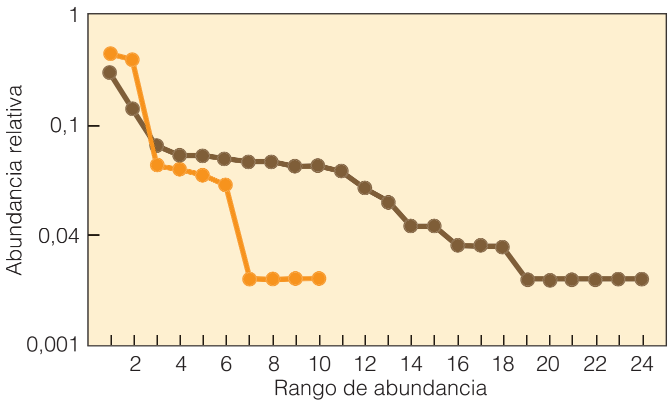


Figura 16.1 | Curvas de rango-abundancia de las dos comunidades forestales descritas en las tablas 16.1 y 16.2. El rango de abundancia es el rango de especies basadas en la abundancia relativa, que oscilan desde el más hasta el menos abundante (eje *x*). La abundancia relativa (eje *y*) está expresada en un eje $\log_{10}$. Nótese que la comunidad forestal en la tabla 16.1 (línea marrón) posee una riqueza de especies más alta (longitud de la curva) y equitatividad (gradiente de la curva) que la comunidad forestal de la tabla 16.2 (línea anaranjada).

árboles en la comunidad forestal que se presentan en la Tabla 16.2, por lo que máximo valor posible de este índice es 10.

Debido a que el índice de Simpson se refiere a tres índices relacionados pero diferentes, es importante identificar cuál se utiliza e informar de ello.

16.2 | La supremacía numérica define la dominancia

Aunque la cantidad de especies de árboles existentes en las dos comunidades forestales (riqueza de especie) presentadas en las tablas 16.1 y 16.2 difiere bastante, las dos comunidades comparten una característica. Ambas comunidades están compuestas por unas pocas especies de árboles comunes con alta densidad de población, mientras que el resto de las especies de árboles son poco comunes con baja densidad de población. Esta es una característica de la mayoría de las comunidades. Cuando una única o unas pocas especies predominan dentro de la comunidad, a estos individuos se los denomina **dominantes**.

Dominancia es lo opuesto a diversidad. De hecho, el índice básico de Simpson, *D*, se utiliza generalmente para medir la dominancia. Recuerde que los valores oscilan entre 0 y 1, en donde 1 representa la dominancia completa: esta comunidad presentaba sólo una especie.

Las especies dominantes se definen normalmente por separado para los diferentes grupos taxonómicos o funcionales de organismos dentro de la comunidad. Por ejemplo, el tulípero de Virginia es una especie de árbol dominante en ambas comunidades forestales tratadas anteriormente, pero de la misma manera podríamos identificar la especie de planta herbácea dominante dentro del bosque, o la especie dominante de pájaros o mamíferos pequeños.

Generalmente, se considera que la dominancia se refiere a lo más numeroso, pero en las poblaciones, o entre las especies, donde los individuos pueden variar ampliamente en su tamaño, la abundancia en sí misma no es un indicador suficiente de dominancia. En un bosque, por ejemplo, los árboles pequeños o sotobosques pueden ser superiores numéricamente, aunque la mayor parte de la biomasa (tejido vivo) pertenece a unos pocos árboles grandes que ensombrecen a los más pequeños. En esta situación, buscamos definir la dominancia según alguna combinación de características que incluyan tanto al número como al tamaño de los individuos.

Las especies dominantes normalmente logran su status a expensas de otras especies de la comunidad. Como tales, son a menudo los competidores dominantes bajo las condiciones ambientales imperantes. Por ejemplo, el castaño americano (*Castania dentata*) era un componente dominante de los bosques de robles y castaños del Este de Norteamérica hasta principios del siglo XX. En ese momento, el chancro introducido de Asia diezmó sus poblaciones. Desde entonces, una variedad de especies incluyendo robles, nogales americanos y tuliperos de Virginia han tomado el lugar del castaño en el bosque. Sin embargo, como veremos en el Capítulo 17, otros procesos además de la competencia son importantes para determinar la dominancia dentro de las comunidades.

16.3 | Las especies clave influyen en la estructura de la comunidad de manera no proporcional a su cantidad

La dominancia, o la abundancia relativa, es sólo una medida de la contribución de las especies a la comunidad: una medida que se basa sólo en la supremacía numérica. Otras especies, menos abundantes, pueden jugar, sin embargo, un papel importante en el funcionamiento de la comunidad. Una especie que tiene un impacto desproporcionado en la comunidad en relación a su abundancia se denomina **especie clave**.

Las especies clave son especies que funcionan de una manera única y significativa a través de sus actividades, y su efecto en la comunidad no tiene proporción con su abun-

Cuestiones de ecología | La medición de la diversidad biológica

La riqueza de las especies es simplemente el recuento de todas las especies dentro de la comunidad, pero la cuantificación de la riqueza de las especies no es tarea sencilla. De hecho, es improbable que el número total de especies que habitan cualquier comunidad de la Tierra sea conocido. Existe una cantidad de problemas para contabilizar la diversidad. Uno tiene que ver con el tamaño corporal. Es relativamente simple localizar e identificar organismos más grandes; plantas vasculares, mamíferos, aves, reptiles, anfibios, peces e incluso los invertebrados más grandes. Cuanto más pequeño es el organismo, sin embargo, más difícil es identificarlo. Como observó el eminente ecólogo E. O. Wilson: «En una pequeña porción de tierra, puede haber 10 mil millones de organismos microscópicos que pertenecen a miles de especies distintas. Muchas de ellas no han sido identificadas aún.»

La segunda dificultad para cuantificar la diversidad de una comunidad se relaciona con la rareza. Algunas pocas especies abundantes normalmente caracterizan a una comunidad, en la que la mayor parte de las especies son raras. La combinación de estos dos factores, tamaño y rareza, con el número neto de organismos que componen una comunidad, hacen que realizar un listado de especies sea una tarea abrumadora. Sin embargo, en algunos lugares del mundo se están haciendo esfuerzos para realizar precisamente eso; realizar un inventario completo de especies en la comunidad. Un ejemplo es el que se da en el Parque Nacional de las *Great Smoky Mountains* al Este de Norteamérica.

El Parque Nacional de las *Great Smoky Mountains* cubre un área de aproximadamente 2200 km^2 en la región montañosa del borde de Tennessee y Carolina del Norte. Este parque contiene algunos de los picos más altos del Este de Norteamérica y alberga algunas de las últimas áreas de bosques viejos del Este de Norteamérica. Como la mayor parte de las reservas naturales alrededor del mundo, el parque se enfrenta a numerosas amenazas contra sus comunidades naturales, como especies invasoras (no indígenas) (véase Cuestiones de ecología: Dispersión asistida por humanos, del Capítulo 9 y el Capítulo 28), contaminación atmosférica, y el aumento de la presión para el desarrollo de las tierras adyacentes a las áreas naturales (véase el Capítulo 27). Los investigadores y los funcionarios del parque entendieron que para comprender y mitigar los efectos de estas amenazas en las comunidades del parque, era necesario en primer lugar comprender la composición de estas comunidades. Por lo tanto, para cumplir esta necesidad fundamental, a finales de 1997 fue concebido el Inventario de la Biodiversidad de Todos los Taxones ATBI (*All Taxa Biodiversity Inventory*) en el Parque Nacional de las *Great Smoky Mountains*. El ATBI debía representar un esfuerzo concentrado para determinar todas las especies que se encontraban en el parque y, para finales de 1998, había sido desarrollado el enfoque básico para la toma de muestras, y se había buscado financiamiento para realizar un programa piloto. En el otoño de 2000 se estaba llevando a cabo el muestreo.

El ATBI del Parque Nacional de las *Great Smoky Mountains* utiliza dos enfoques paralelos y complementarios en el muestreo de la diversidad biológica del parque, denominados *tradicional* y *estructurado*. El enfoque tradicional implica el muestreo por especialistas taxonómicos. Son esfuerzos intensivos para recolectar gran número de los taxones buscados. Los esfuerzos dirigidos normalmente conllevan técnicas especializadas y son encabezadas por instituciones académicas colaboradoras (departamentos especializados y grupos de investigación de universidades e institutos).

El enfoque estructurado se basa en el uso de dispositivos de muestreo (trampas) seleccionadas y estandarizadas, en grandes cantidades, distribuidas de forma equidistante en parcelas de 1 Ha. Las parcelas, de las cuales actualmente sólo unas pocas se mantienen en su lugar, se distribuyen a lo largo del paisaje del parque según un análisis detallado de las características físicas, bióticas y del uso histórico de la tierra. El objetivo es muestrear el conjunto de hábitats únicos representados dentro del parque. Las muestras de las parcelas son determinadas dentro de las categorías taxonómicas antes de ser enviadas a taxónomos especializados para su determinación. El enfoque estructurado permite la comparación estadística entre parcelas, trampas, comunidades, topografías, historia de perturbaciones y otros factores, que no sería posible llevar a cabo con el enfoque tradicional. Sin embargo, no todos los grupos de organismos son muestreados de forma fiable utilizando trampas u otras técnicas de muestreo pasivas. Por esta razón, se utilizan ambos enfoques para obtener eficiencia y reunir de forma completa el inventario de cada grupo taxonómico y cada tipo de hábitat.

Este esfuerzo ha sido llevado a cabo gracias al desarrollo de un socio sin ánimo de lucro, Descubre la vida en América (DLIA), que incluye el Servicio de Parques Nacionales de los EE.UU., el Servicio Geológico de los EE.UU., el *Southern Appalachian Man* y el Programa

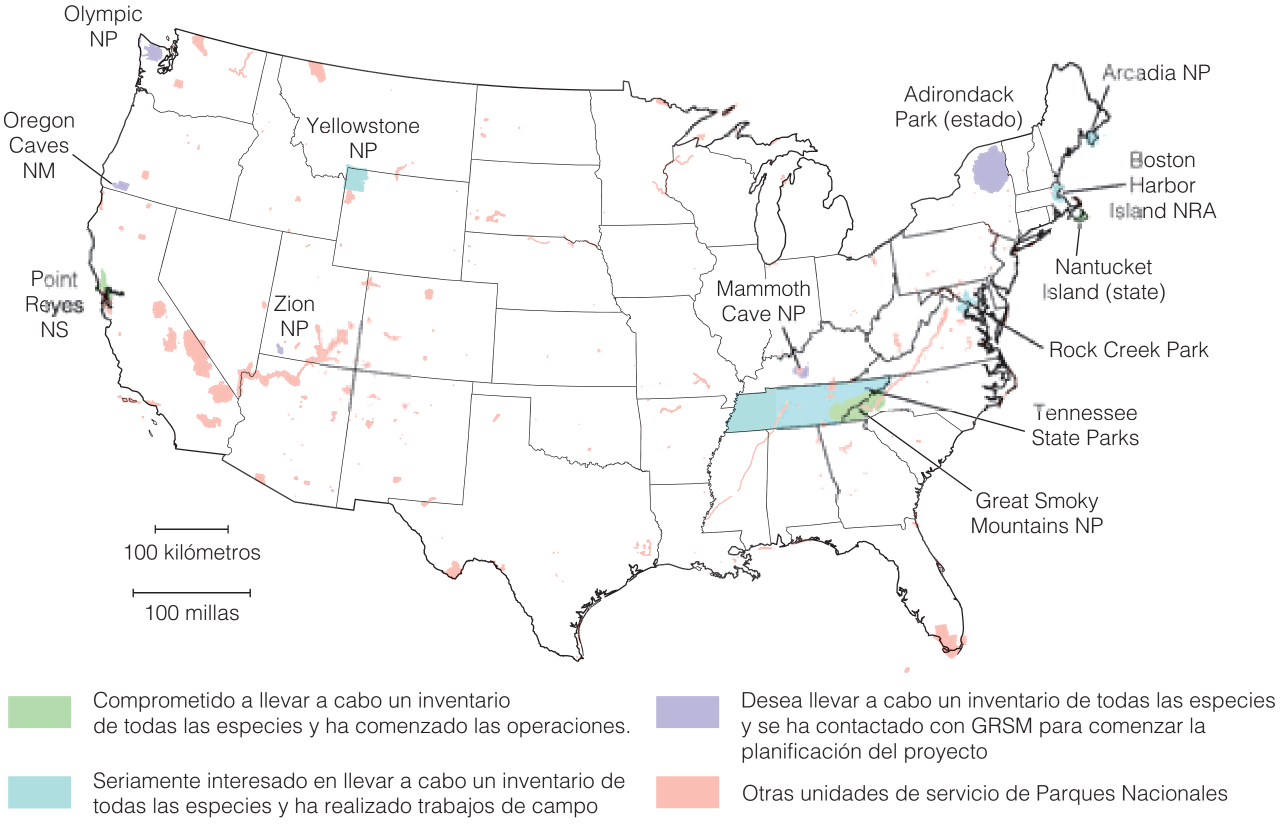

Olympic NP
Oregon Caves NM
Point Reyes NS
Yellowstone NP
Zion NP
Adirondack Park (estado)
Arcadia NP
Boston Harbor Island NRA
Nantucket Island (state)
Mammoth Cave NP
Rock Creek Park
Tennessee State Parks
Great Smoky Mountains NP
100 kilómetros
100 millas
🟩 Comprometido a llevar a cabo un inventario de todas las especies y ha comenzado las operaciones.
🟦 Seriamente interesado en llevar a cabo un inventario de todas las especies y ha realizado trabajos de campo
🟪 Desea llevar a cabo un inventario de todas las especies y se ha contactado con GRSM para comenzar la planificación del proyecto
🟥 Otras unidades de servicio de Parques Nacionales

Figura 1 | **Situación del «inventario de todas las especies» en la zona continental de los EE.UU. en agosto de 2004.** (Adaptado de Langdon, Parque Nacional de las *Great Smoky Mountains* (GRSM), 2004.)

Biosfera, y una amplia variedad de instituciones gubernamentales, académicas y privadas. En la actualidad, se encuentran implicados en el proyecto más de 200 científicos provenientes de varias instituciones, financiadas por un conjunto de fuentes gubernamentales y no gubernamentales. En sus primeros 5 años, el ATBI ha identificado 516 especies nuevas para la ciencia y otras 3314 nuevas para el parque. Estas incluyen insectos, arañas, lombrices, hongos, y moho, así como un mamífero nuevo en el parque: el murciélago crepuscular (*Nycticelus numeralis*).

Aunque el proyecto en el Parque Nacional de las *Great Smoky Mountains* representa el primer esfuerzo del ATBI en los EE.UU., se han comenzado a desarrollar nuevos proyectos (Figura 1) en otros parques y reservas naturales del país. El valor del enfoque del ATBI va más allá del sólo hecho de realizar un listado. La información que se reúne proporciona valiosos datos a los ecólogos acerca de la distribución, abundancia relativa, estacionalidad, y relaciones ecológicas de la diversidad de especies dentro de estas comunidades, lo que permite una gestión inteligente y la conservación de estas reservas naturales que se han convertido en puntos centrales de los esfuerzos de la preservación de la diversidad biológica de nuestro planeta. ●

1. ¿Por qué razón la cuantificación de la diversidad biológica dentro de una comunidad es un paso necesario para calcular el impacto de las actividades humanas (tales como el desarrollo de la tierra, las especies invasoras, y la polución del aire) en los esfuerzos de conservación?
2. ¿Qué componente de la diversidad de las especies intenta cuantificar el ATBI del Parque Nacional de las *Great Smoky Mountains*? (Véase la discusión de los componentes de la diversidad de las especies en el Apartado 16.1)

dancia numérica. Su eliminación inicia cambios en la estructura de la comunidad y a menudo resulta en una significativa pérdida de diversidad. Su papel en la comunidad puede ser el de crear o modificar hábitat o influir en las interacciones entre otras especies. Un ejemplo de una especie que funciona como una especie clave en la creación de un hábitat es el coral *Oculina arbuscula*, que tiene lugar en la costa Este de los Estados Unidos hasta en el Norte en las costas de Carolina de Norte. Es el único coral de esta región con una compleja estructura morfológica ramificada que le proporciona un resguardo para la epifauna rica en especies (organismos que viven sobre y en el coral). Se sabe que más de 300 especies de invertebrados viven entre las ramificaciones de las colonias de *Oculina*, y se conoce que muchas más completan su ciclo vital dentro del coral. (Véase Perfil de investigadores: John J. Stachowicz en el capítulo 15).

En otros casos, los herbívoros pueden modificar su hábitat por sus actividades tróficas. Un excelente ejemplo es el papel del elefante africano de las comunidades de la sabana del Sur de África. Este herbívoro se alimenta principalmente con una dieta basada en plantas leñosas. Los elefantes son consumidores destructivos, que a menudo arrancan de raíz, rompen y destruyen los arbustos y árboles de los que se alimentan. La reducción de la densidad de árboles y matas favorece el crecimiento y la producción de hierbas. Este cambio es una desventaja para el elefante; sin embargo, otros herbívoros que se alimentan de hierbas se ven beneficiados con la actividad del elefante.

Los depredadores a menudo funcionan como especies clave dentro de las comunidades. Por ejemplo, las nutrias marinas (*Enhydra lutris*) son un depredador clave en las comunidades de lechos de sargazos que se encuentran en las aguas costeras del Noroeste del Pacífico. Las nutrias marinas se alimentan de erizos de mar, que se alimentan de sargazos. Los lechos de sargazos proporcionan el hábitat para una gran variedad de otras especies, y si las poblaciones de nutrias marinas decrecen en un área (como ha sucedido en las áreas más grandes de Oeste de Alaska a principios de la década de los 90), la población del erizo de mar se incrementa de manera espectacular. El resultado es el sobrepastoreo de los lechos de los sargazos y la pérdida del hábitat para la diversidad de la especie que habitan en esas comunidades.

16.4 | Las redes tróficas describen las interacciones entre las especies

Quizás el proceso más importante que ocurre en la naturaleza sea la adquisición de los alimentos o de la energía y los nutrientes necesarios para la asimilación. Las interacciones entre especies que se han presentado en la Quinta Parte (depredación, parasitismo, competencia, y mutualismo) se encuentran implicadas en la adquisición de recursos alimenticios. Por esta razón, los ecólogos que estudian la estructura de las comunidades con frecuencia se centran en las relaciones tróficas de las especies que las componen o en la forma en la que las especies interactúan en el proceso de adquisición de recursos alimenticios.

Una representación abstracta de las relaciones alimenticias dentro de una comunidad es la cadena trófica. Una cadena trófica es un diagrama descriptivo: una serie de flechas, cada una apuntando a una especie a partir de otra, lo que representa el flujo de energía trófica desde la presa (la especie consumida) hacia el depredador (el consumidor). Por ejemplo, el saltamontes se alimenta de pasto; el gorrión colorado se alimenta de saltamontes; y el aguilucho pálido se alimenta de gorriones. Escribimos esta relación de la siguiente forma:

$$\text{pasto} \longrightarrow \text{saltamonte} \longrightarrow \text{gorrión} \longrightarrow \text{aguilucho}$$

Sin embargo, las relaciones tróficas en la naturaleza no pueden representarse como cadenas tróficas simples y lineales. Por el contrario, implican numerosas cadenas tróficas combinadas en una compleja red trófica con conexiones que van desde los productores primarios hacia una serie de consumidores (Figura 16.2). Dichas redes tróficas se encuentran altamente interconectadas y sus conexiones representan una amplia variedad de interacciones entre las especies.

Una sencilla red trófica hipotética se presenta en la Figura 16.3 para ilustrar la terminología básica utilizada para describir la estructura de las redes tróficas. Cada círculo representa una especie y las flechas desde los consumidores hacia las especies consumidas se denominan **conexiones**. Las especies en las redes se distinguen tanto por ser especies basales, especies intermediarias, o bien depredadores superiores. Las **especies basales** no se alimentan de ninguna otra especie, pero son consumidas por otras. Las **especies intermediarias** se alimentan de otras especies, y son presa de otras especies. Los **depredadores superiores** no son consumidos por depredadores y se alimentan de especies intermediarias y basales. Estos términos hacen referencia a la estructura de la red más que a la realidad estrictamente biológica.

Aunque dos especies cualesquiera se encuentren conectadas por sólo una flecha que represente la relación entre depredador (el consumidor) y la presa (la especie consumida), la estructura de las comunidades no puede comprenderse únicamente en términos de las interacciones directas entre las especies. Por ejemplo, un depredador puede reducir la competencia entre dos especies presa controlando el tamaño de sus poblaciones hacia un nivel menor de su capacidad de carga. Un análisis de los mecanismos que controlan la estructura de una comuni-

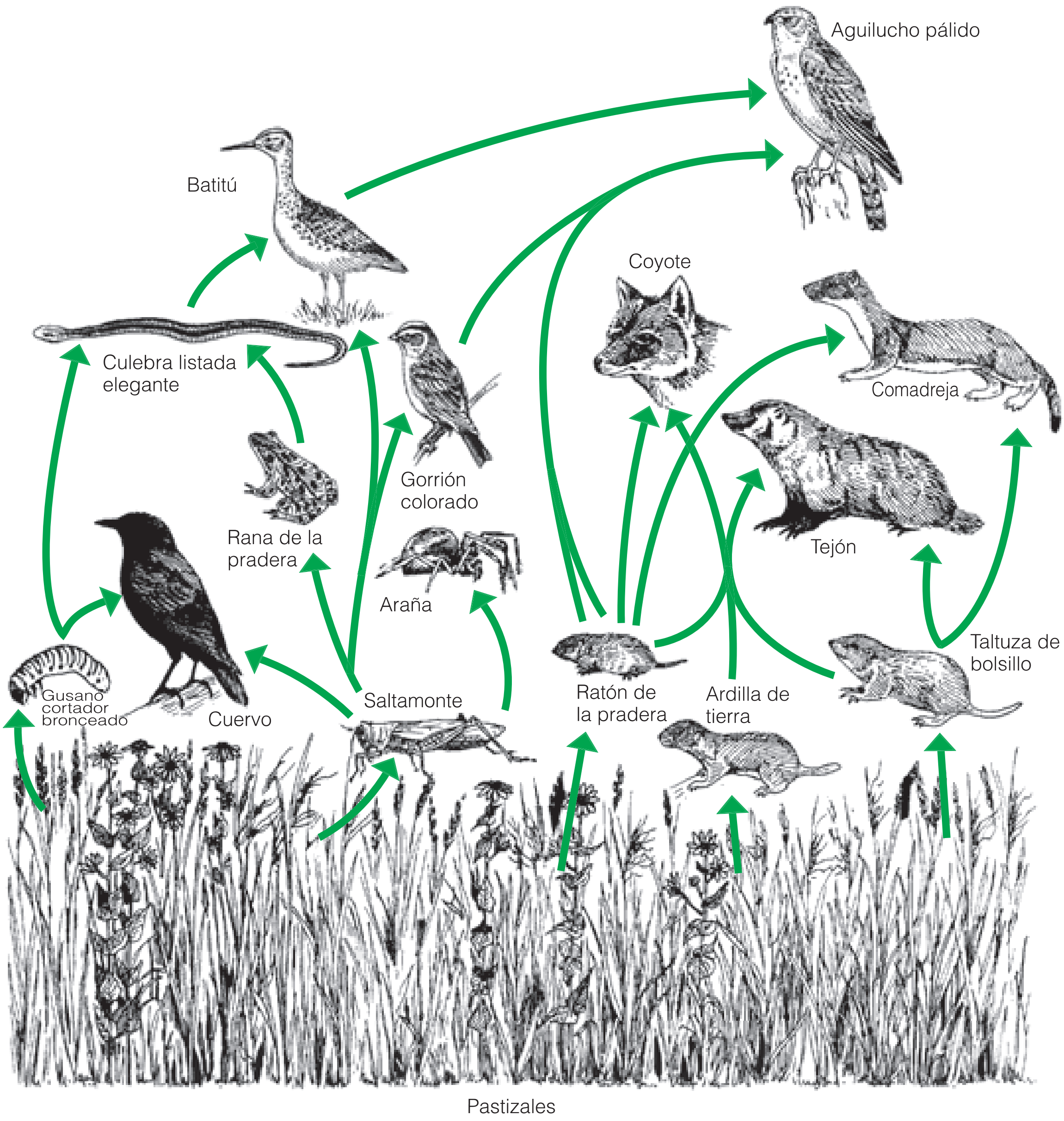

Aguilucho pálido
Batitú
Coyote
Culebra listada elegante
Comadreja
Gorrión colorado
Rana de la pradera
Tejón
Araña
Taltuza de bolsillo
Gusano cortador bronceado
Cuervo
Saltamonte
Ratón de la pradera
Ardilla de tierra
Pastizales

Figura 16.2 | Una red trófica de una comunidad de pradera de la región central de los EE.UU. Las flechas van desde la presa (especie consumida) hacia el depredador (consumidor).

dad debe incluir estos efectos indirectos representados por la estructura de la red trófica, un tema que exploraremos en el Capítulo 17.

Incluso la mera designación de relaciones de alimentación utilizando el enfoque gráfico de las redes tróficas puede convertirse en algo increíblemente complejo en comunidades de diversidad incluso moderada. Por esta razón los ecólogos a menudo simplifican la representación de las redes tróficas agrupando especies en categorías más amplias que representen los grupos de alimentación generales basados en la fuente desde la cual obtienen su energía alimenticia. En el Capítulo 6 hemos definido a los organismos que obtienen su energía a partir de la luz solar como autótrofos o productores primarios. Aquellos organismos que obtienen energía a partir de consumo de plantas y tejido animal se denominan heterótrofos, o productores secundarios, y se dividen en herbívoros, carnívoros, y omnívoros, basado en su consumo de tejido vegetal, tejido animal, o ambos. Estos grupos alimenticios se denominan **niveles tróficos**, del griego *trophikos,* que significa alimento.

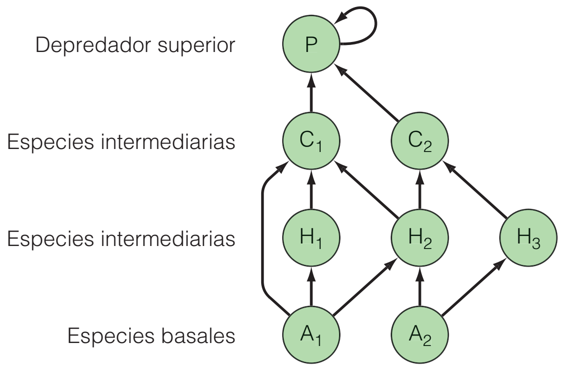


Figura 16.3 | Una red trófica que ilustra las distintas categorías de especies. A_1 y A_2 no se alimentan de ninguna otra especie de la red trófica y se refieren a las especies basales (normalmente plantas). H_1, H_2, y H_3 son herbívoros. C_2 es un carnívoro, y C_1 se define como omnívoro, dado que se alimenta de más de un nivel trófico. Las especies designadas por las letras H y C son especies intermediarias, porque son depredadoras y al mismo tiempo presa dentro de la red trófica. P es un depredador superior, porque no es consumido por ninguna otra especie de la red trófica. P también exhibe canibalismo, dado que esta especie se alimenta de si misma.

16.5 | Las especies dentro de una comunidad pueden clasificarse en grupos funcionales

El agrupamiento de especies en grupos tróficos es una clasificación funcional, que define grupos de especies que obtienen su energía alimenticia de formas similares. Otro enfoque que se utiliza es la subdivisión de cada nivel trófico en grupos de especies que explotan un recurso en común de una forma similar. Estos grupos se denominan **gremios**. Por ejemplo, el colibrí y otras aves que se alimentan de néctar forman un gremio de especies que explotan el recurso en común plantas con flor de una forma similar. De la misma manera, las aves que se alimentan de semillas pueden agruparse en otro gremio alimenticio dentro de una comunidad más amplia. Dado que las especies dentro de un gremio obtienen su alimento a partir de un recurso compartido, existe el potencial de una fuerte interacción entre los miembros.

Uno de los beneficios de utilizar el enfoque de la clasificación de especies por gremios es que puede simplificar el estudio de las comunidades, lo que permite a los investigadores manejar subgrupos de la comunidad más simples. Además, al clasificar las especies en gremios basados en la similitud funcional, los ecólogos pueden además explorar cuestiones relativas a la organización de las comunidades. Como podemos recurrir al marco utilizado en la organización por gremios para explorar las interacciones de las especies que los componen, también podemos utilizar este marco para plantear preguntas acerca de las interacciones entre los distintos gremios que componen la comunidad en su conjunto. En un determinado nivel, una comunidad puede ser una compleja unidad de gremios que interactúan entre sí y que generan la organización y la estructura que observamos.

En estos últimos años, los ecólogos han expandido el concepto de gremios para desarrollar un enfoque más amplio de clasificación de especies basado en la función más que en la taxonomía. El término **tipo funcional** ahora se usa normalmente para definir un grupo de especies basado en su respuesta común al entorno, características de su ciclo vital o rol dentro de la comunidad. Por ejemplo, las plantas pueden ser clasificadas en tipos funcionales basados en su ruta fotosintética (C_3, C_4, y CAM) que, como hemos visto en el Capítulo 6, se relaciona con su habilidad para realizar la fotosíntesis y crecer en ambientes a distintas temperaturas y condiciones de humedad. De forma similar, los ecólogos dedicados al estudio de las plantas utilizan la clasificación funcional de especies tolerantes a la sombra y especies intolerantes a la sombra para reflejar las diferencias básicas de la fisiología y morfología de las especies vegetales en la iluminación del ambiente (Apartado 6.9). La forma de agrupación de plantas y animales en categorías de especies iteróparas y selméparas presentada en el Capítulo 8 también representa una clasificación funcional basada en el momento de esfuerzo reproductivo.

Como con la organización y clasificación de especies en gremios, el uso de tipos funcionales permite a los ecólogos simplificar la estructura de las comunidades en unidades más manejables para su estudio y también permite plantear preguntas básicas acerca de los factores que estructuran a las comunidades, como se verá luego en la discusión de la dinámica de las comunidades en el Capítulo 18.

16.6 | Las comunidades tienen una estructura física definitiva

Las comunidades se caracterizan no sólo por la mezcla de especies y por las interacciones que existen entre ellas (la estructura biológica) sino también por sus características físicas. La estructura física de la comunidad refleja factores abióticos, tales como la profundidad y el flujo del agua en ambientes acuáticos. También refleja factores bióticos, tales como la disposición espacial de los organismos. En un bosque, por ejemplo, el tamaño y la altura de los árboles y la densidad y distribución espacial de su población definen los atributos espaciales de la comunidad.

La forma y estructura de las comunidades terrestres se definen principalmente por la vegetación. Las plantas pueden ser altas o pequeñas, perennes o caducifolias, herbáceas o leñosas. Dichas características pueden describir las formas de crecimiento. De este modo, podríamos hablar de arbustos, árboles y hierbas, y luego subdividir las categorías en

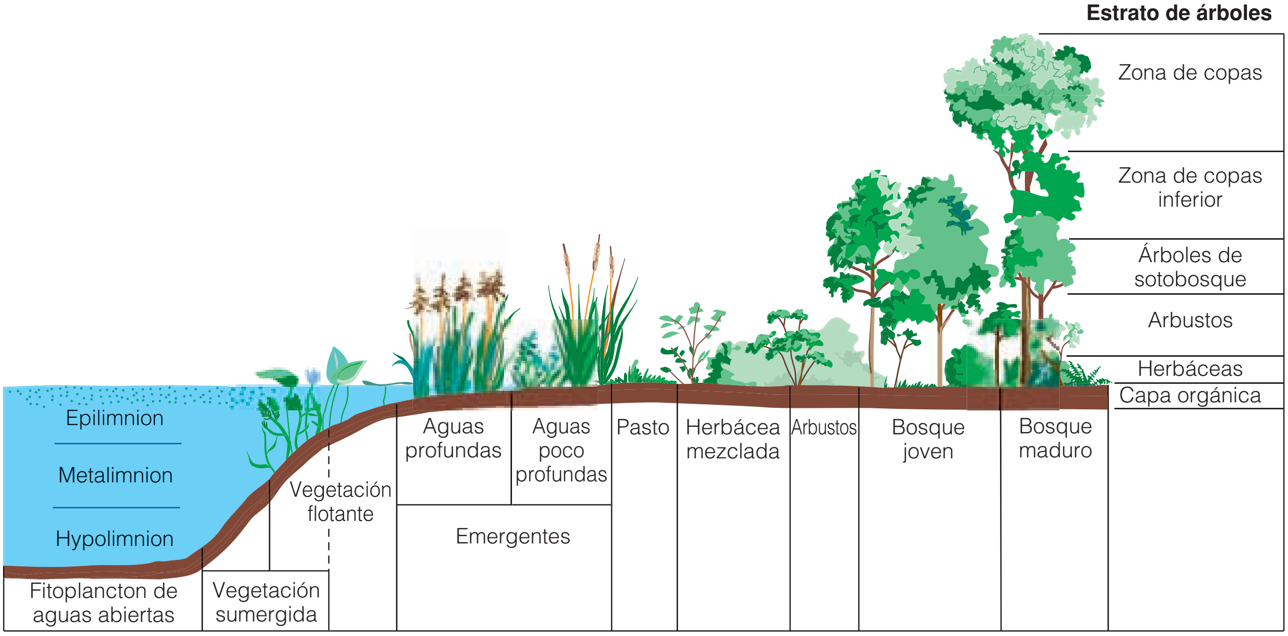


Figura 16.4 | Corte vertical de una vista de comunidades de acuáticas a terrestres. En ambas, la zona de descomposición y regeneración es el estrato inferior y la zona de fijación de la energía es el estrato superior. De izquierda a derecha, la estratificación y complejidad de la comunidad va en aumento. La estratificación en comunidades acuáticas es mayormente física, influenciada por gradientes de oxígeno, temperatura y luz. La estratificación en las comunidades terrestres es mayormente biológica. La vegetación dominante afecta la estructura física de la comunidad y las condiciones microclimáticas de la temperatura, la humedad y la luz. Dado que el bosque posee cuatro o cinco estratos, puede soportar una diversidad de vida mayor que una pradera con dos estratos. Las comunidades de vegetación acuática flotante y emergente pueden soportar una mayor diversidad que en aguas abiertas.

árboles perennes aciculifolios, árboles perennes de hoja amplia, árboles caducifolios de hoja amplia, árboles y arbustos espinosos, arbustos enanos, helechos, pastizales, hierbas, musgos, y líquenes. Los ecólogos a menudo clasifican y nombran a las comunidades terrestres en base a las formas de crecimiento de la planta dominante y su estructura física asociada: selvas, bosques, formaciones arbustivas o comunidades de praderas (véase el Capítulo 23).

En los ambientes acuáticos, también se utiliza la estructura física definida por los organismos dominantes para clasificar y nombrar a las comunidades. Bosques de sargazos, praderas marinas, y arrecifes de coral son ejemplos de ello. Sin embargo, la estructura física de las comunidades acuáticas es más a menudo definida por características del ambiente físico o abiótico, tales como la profundidad del agua, el caudal, o la salinidad (véase el Capítulo 24).

Cada comunidad posee una estructura vertical distintiva (Figura 16.4). En la tierra, la forma de crecimiento de las plantas determina en gran medida la estructura vertical (el tamaño, la ramificación y las hojas) que influencia y es a su vez influenciada por la gradiente vertical de la luz (véase el Apartado 5.2). La estructura vertical de la comunidad herbácea provee el marco físico sobre el cual se adaptan muchas formas de vida animal. Un ecosistema boscoso bien desarrollado, por ejemplo, posee varias capas de vegetación. En altura decreciente, estas capas son la zona de copas, el sotobosque, la capa de arbustos, la capa herbácea o capa del suelo y el suelo del bosque. Podríamos continuar descendiendo hasta la capa de las raíces o los estratos del suelo.

La capa más alta, la **zona de copas**, es el sitio principal de fijación de energía mediante la fotosíntesis. La estructura de la zona de copas posee una influencia importante en el resto del bosque. Si es lo suficientemente abierta, una cantidad considerable de luz solar llegará a las capas más bajas. Si se encuentran disponibles cantidades suficientes de agua y nutrientes, se formará un **sotobosque** y una capa de arbustos bien desarrollada. Si la zona de copas es densa y cerrada, los niveles de luz serán consecuentemente bajos y el sotobosque y las capas de arbustos tendrán un desarrollo pobre.

En los bosques del Este de los Estados Unidos, el sotobosque consiste de arbustos altos tales como el *Viburnum alnifolium*, árboles de sotobosque tales como el cornejo (*Cornus* spp.), el carpe (*Carpinus caroliniana*) y árboles jóvenes, algunos de los cuales son de la misma especie que los de la zona de copas. La naturaleza de la **capa herbácea**

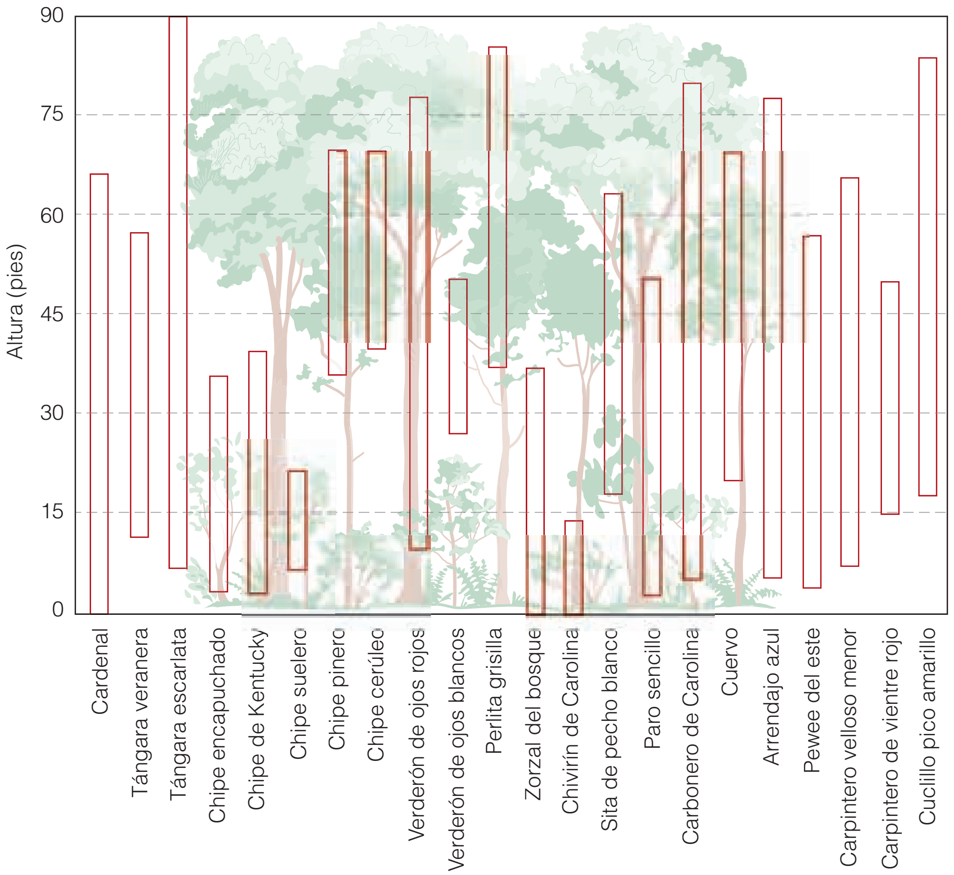
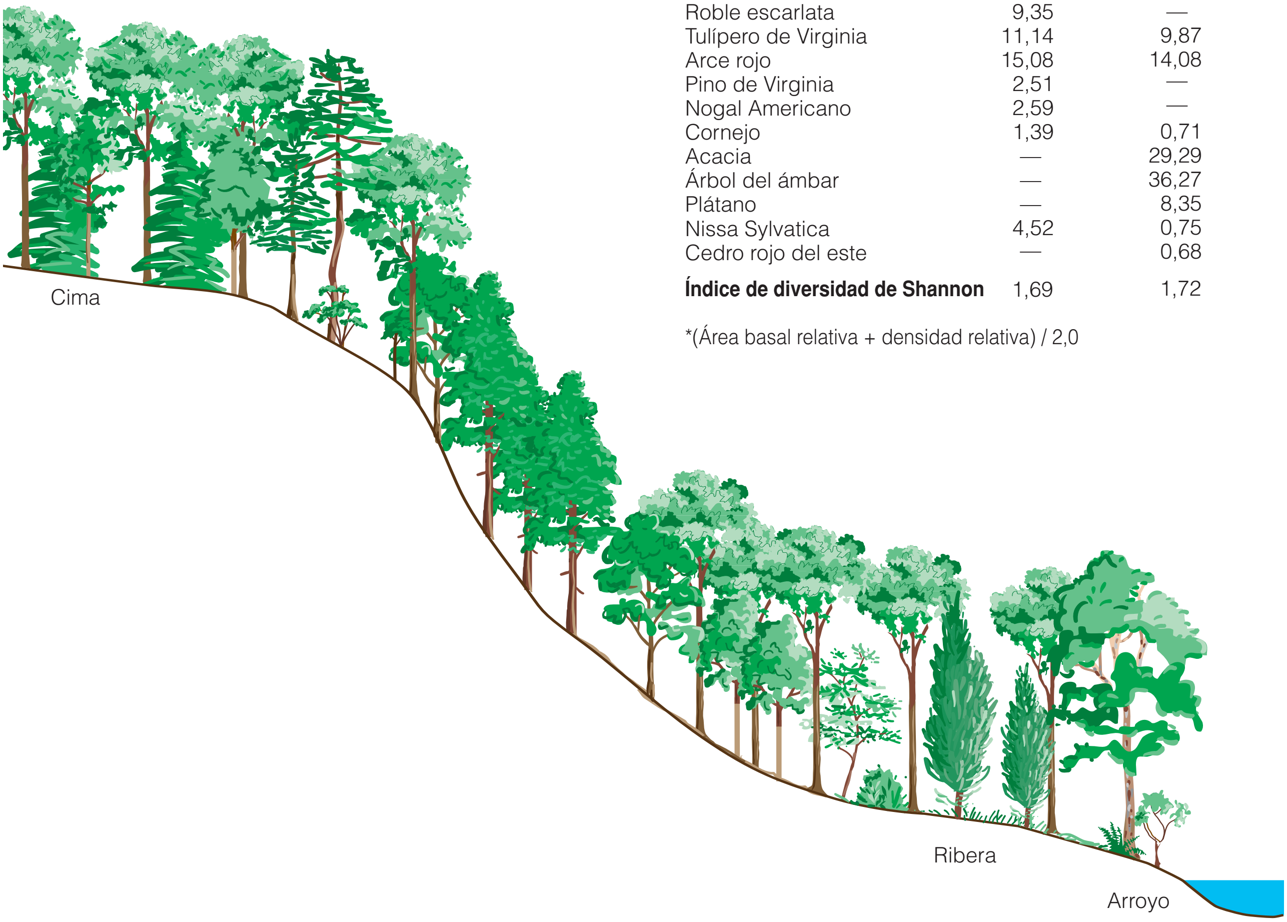


Figura 16.5 | Distribución vertical de las especies de aves dentro de la comunidad de bosque de la cuenca de Walter Branco, Oak Ridge, Tennessee. El rango de alturas representado mediante las barras rojas se basa en las observaciones totales de aves durante la estación de cría y no se toma en cuenta la actividad. (Adaptado de Anderson y Shugart 1974.)

depende de la humedad y los nutrientes del suelo, su pendiente, la densidad de la zona de copas y del sotobosque, y la exposición de la pendiente. Todas estas variables cambian de lugar en lugar a lo largo del bosque. La capa final, el **suelo del bosque**, es el lugar en el cual se lleva a cabo el importante proceso de la descomposición y es donde la materia orgánica en descomposición libera los nutrientes que son reutilizados por la vegetación del bosque (véase el Capítulo 20).

Los ecosistemas acuáticos tales como los lagos y océanos poseen estratos que se diferencian en gran medida por la penetración de la luz (véase el Apartado 4.3). Poseen perfiles característicos de temperatura y oxígeno (véase el Apartado 4.4). Durante el verano, los lagos bien estratificados poseen una capa de agua bien mezclada, el epilimnion; una segunda capa, el metalimnion, que se caracteriza por una termoclima, (una reducción abrupta y rápida de la temperatura en relación con las aguas por encima y por debajo); el hipolimnion, una capa profunda y fría de agua densa a 4 °C, a menudo con bajos niveles de oxígeno; y una capa de sedimentos. Además, se reconocen otras dos capas estructurales, basadas en la penetración de la luz: una zona superior, la **zona fótica**, en donde la disponibilidad de luz permite la fotosíntesis del fitoplancton; y en aguas más profundas, la **zona afótica**, o área sin luz. La zona inferior en donde la descomposición es más activa se denomina **zona bentónica**.

Cada capa vertical de la comunidad está habitada por organismos característicos. Además de la distribución vertical de vida herbácea descrita anteriormente, varios tipos de consumidores y descomponedores ocupan todos los niveles de la comunidad, aunque los descomponedores se encuentran en mayor abundancia en el suelo del bosque (la superficie) y en las capas de sedimento (zona bentónica). Aunque existe un intercambio considerable entre los estratos verticales, muchos animales de gran movilidad se confinan a sólo unas pocas capas (Figura 16.5). Las especies que ocupan una capa vertical dada pueden variar durante el día o la temporada. Estos cambios reflejan las variaciones que ocurren durante el día o durante la temporada en el ambiente físico tales como la humedad, la temperatura, la luminosidad y las concentraciones de oxígeno del agua; variaciones en la abundancia de recursos esenciales tales como el alimento; o diferentes requerimientos de los organismos para la finalización de sus ciclos vitales. Por ejemplo, el zooplancton migra verticalmente a lo largo de la columna de agua durante el curso del día en respuesta a la variación de la luz (véase el Apartado 4.3)



Especie	Valor de importancia* Cima	Valor de importancia* Ribera
Roble blanco	55,12	—
Roble escarlata	9,35	—
Tulípero de Virginia	11,14	9,87
Arce rojo	15,08	14,08
Pino de Virginia	2,51	—
Nogal Americano	2,59	—
Cornejo	1,39	0,71
Acacia	—	29,29
Árbol del ámbar	—	36,27
Plátano	—	8,35
Nissa Sylvatica	4,52	0,75
Cedro rojo del este	—	0,68
Índice de diversidad de Shannon	1,69	1,72

*(Área basal relativa + densidad relativa) / 2,0

Figura 16.6 | Cambios en la composición de especies forestales agrupadas a lo largo de un gradiente topográfico en Fluvana County, Virginia. La tabla resume la composición de los grupos (valor de importancia) en dos puntos donde se muestreó: en la cima y a lo largo del arroyo. Aunque los cambios en la estructura de la comunidad son continuos, las dos comunidades de bosque en la cima y en la ribera presentan ciertas diferencias. La transición en la estructura de la comunidad a lo largo de este corte entre cima y arroyo es un ejemplo de zonación.

16.7 | La zonación es el cambio espacial en la estructura de la comunidad

A medida que nos movemos a lo largo del paisaje, la estructura física y biológica de la comunidad varía. A menudo son pequeños y sutiles cambios en la composición de las especies o altura de la vegetación. Sin embargo, si nos alejamos más, estos cambios a menudo suelen ser más pronunciados. Por ejemplo, en la zona central de Virginia un poco al Este de las Blue Ridge Mountains, hay un paisaje de colinas onduladas. La zona es un mosaico de bosques y campos. Si nos movemos a través de un bosque, la estructura física de la comunidad (la zona de copas, el sotobosque, capa herbácea y suelo del bosque) parece ser siempre igual. Sin embargo, la estructura biológica, la mezcla de especies que componen a la comunidad, puede cambiar de forma bastante brusca. Si nos movemos de la punta de una colina hacia las tierras bajas a lo largo de un arroyo, la mezcla de árboles varía desde robles (*Quercus* spp.) y nogales americanos (*Carya* spp.) a especies asociadas con ambientes mucho más húmedos, tales como los plátanos (*Platanus occidentalis*), carpes (*Carpinus caroliniana*) y árboles de ámbar (*Liquidambar styraciflua*) (Figura 16.6). Además de los cambios en la vegetación, las especies animales que ocupan el bosque (insectos, aves y mamíferos pequeños) varían de la misma manera. A estos cambios en las estructuras físicas y biológicas a medida que uno se mueve a lo largo del paisaje se les denomina **zonación**.

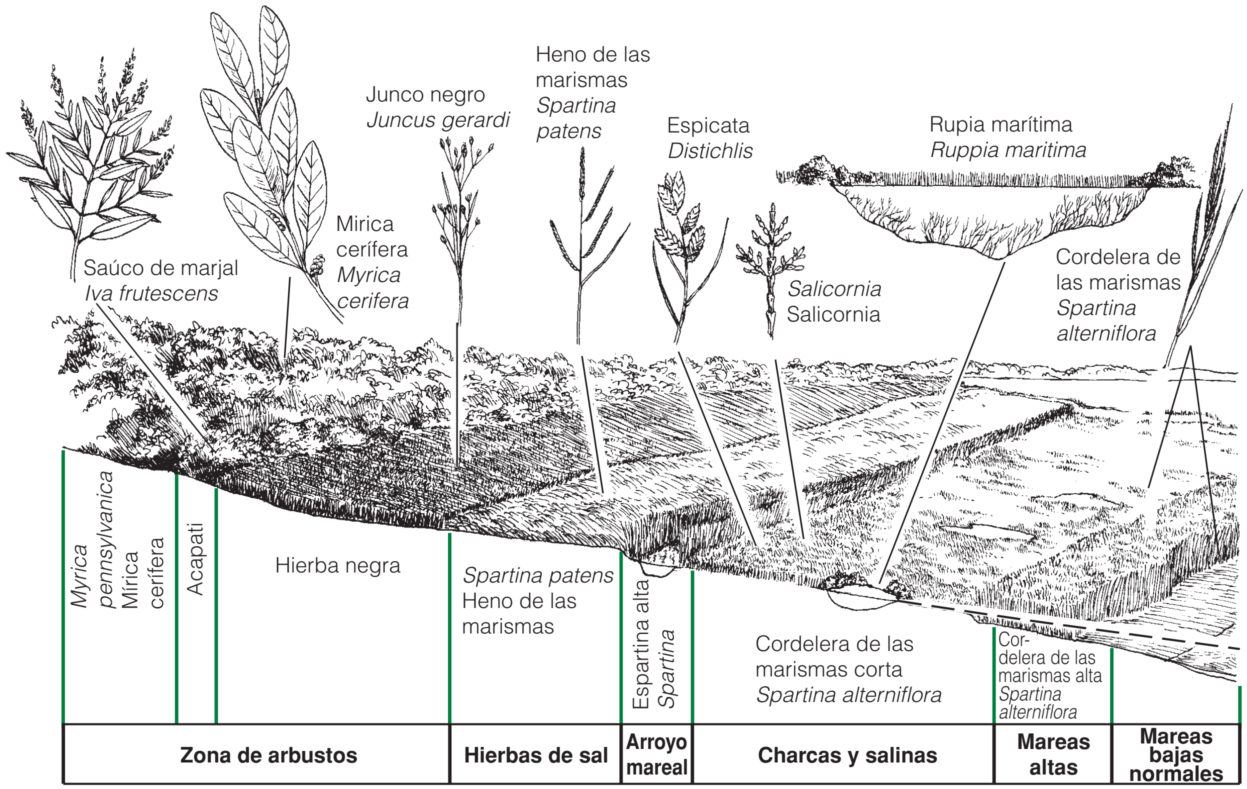

Saúco de marjal
Iva frutescens
Mirica
cerífera
Myrica
cerifera
Junco negro
Juncus gerardi
Heno de las
marismas
Spartina
patens
Espicata
Distichlis
Salicornia
Salicornia
Rupia marítima
Ruppia maritima
Cordelera de
las marismas
Spartina
alterniflora
Myrica
pennsylvanica
Mirica
cerífera
Acapati
Hierba negra
Spartina patens
Heno de las
marismas
Espartina alta
Spartina
Cordelera de las
marismas corta
Spartina alterniflora
Cordelera de las
marismas alta
Spartina
alterniflora
Zona de arbustos
Hierbas de sal
Arroyo mareal
Charcas y salinas
Mareas altas
Mareas bajas normales

Figura 16.7 | Patrones de zonación en una marisma ideal en Nueva Inglaterra, dónde se muestra la relación entre la distribución de las plantas con la microtopografía y la inundación mareal.

Los patrones de la variación espacial en la estructura de la comunidad o zonación son comunes a todos los ambientes, acuáticos y terrestres. La Figura 16.7 nos ofrece un ejemplo de zonación en una marisma a lo largo de la costa Noreste de Norteamérica. Fíjese en las variaciones en las estructuras físicas y biológicas de las comunidades a medida que uno se mueve desde la costa a través de la marisma, hasta llegar a las tierras altas. Las formas de crecimiento de las plantas dominantes en la marisma son los pastizales y los juncos. Estas formas de crecimiento dan lugar a los arbustos y los árboles si nos movemos a tierra seca y la profundidad de la capa freática aumenta. Dentro de la zona dominada por pastizales y juncos, las especies dominantes cambian a medida que nos movemos hacia atrás desde las áreas mareales. Estas diferencias resultan de una serie de cambios ambientales a lo largo del gradiente espacial, como la microtopografía, la profundidad del agua, la oxigenación de los sedimentos y la salinidad. Los cambios están marcados por las diferentes comunidades vegetales, que se definen por cambios en las plantas dominantes y en las características estructurales tales como la altura, la densidad y la distribución espacial de los individuos.

La zona intermareal de una playa de arena proporciona un ejemplo en el que el patrón de zonación está dominado por organismos heterótrofos, más que autótrofos (Figura 16.8). Los patrones de distribución de las especies se relacionan con las mareas. Las playas de arena pueden dividirse en las siguientes zonas: supramareal (por encima de la línea de la marea), intermareal (entre las líneas de la marea alta y la marea baja) y submareal (por debajo de la línea de la marea; continuamente inundada); cada una es el hábitat de un grupo único de organismos animales. Los pálidos cangrejos fantasma (*Ocypode quadrata*) de color arena y las pulgas de playa (*Talorchestia y Orchestia* spp.) ocupan la parte alta de la playa o zona supramareal. La playa supramareal es la zona en la que comienza la verdadera vida marina. Allí se encuentra un conjunto de especies animales que se han adaptado a los períodos regulares de inundaciones y exposición al aire. Muchas de estas especies, como el topo de mar (*Emerita talpoida*), la lombriz de mar y la almeja (Mercenaria mercenaria) son animales que excavan, y que están protegidos de fluctuaciones entre temperaturas extremas que se producen entre los períodos de inundaciones y exposición. Por el contrario, la zona submareal es el hábitat de una variedad de especies de vertebrados e invertebrados que migran desde y hacia la zona intermareal con los cambios en las mareas.

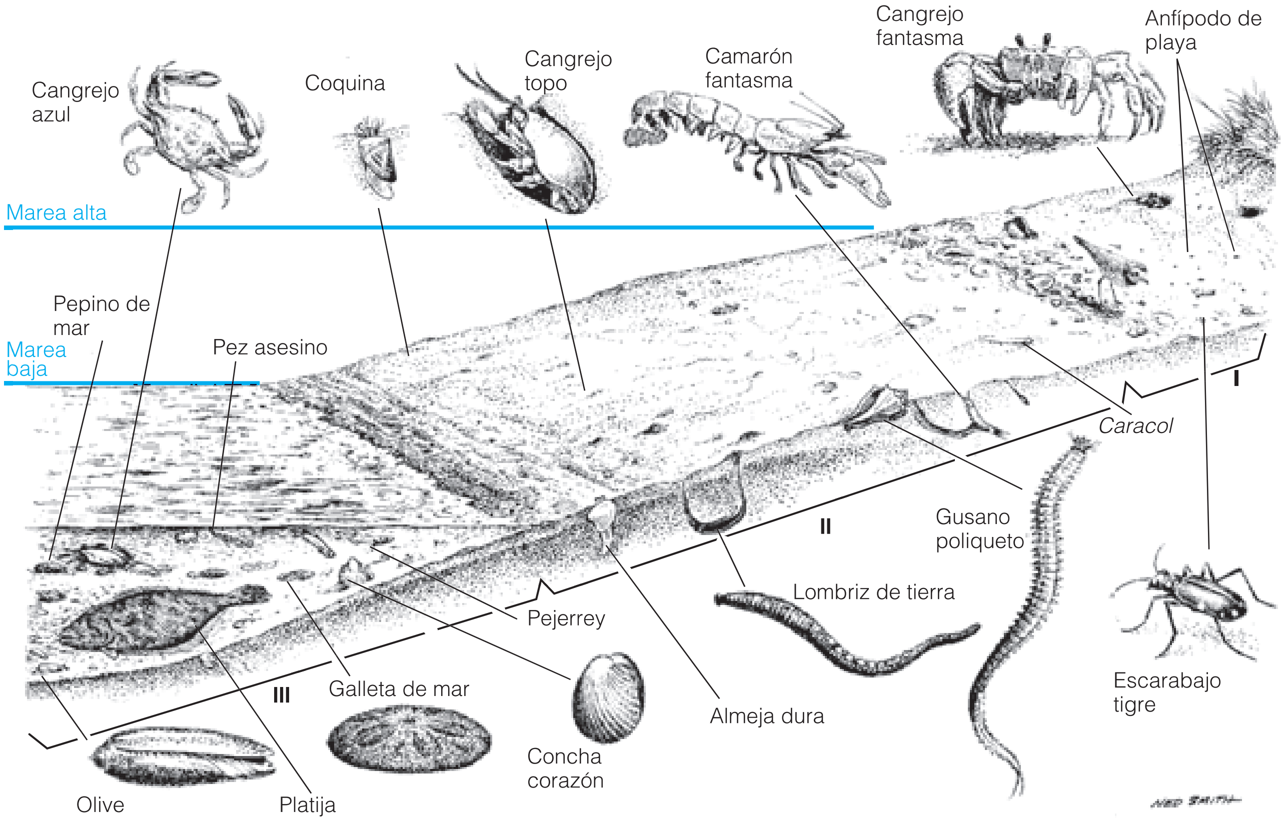


Figura 16.8 | Vida en una playa de arena oceánica, en la costa del Atlántico central, es un ejemplo de zonación dominada por los cambios en la fauna. La distribución de los organismos cambia a lo largo de un gradiente desde la tierra hacia el mar, como una función del grado y la duración de las inundaciones durante el ciclo mareal. I, zona supramareal: cangrejo fantasma y pulga de la arena; II zona intermareal: camarón fantasma, gusanos poliquetos, almejas, lombrices de tierra, cangrejo topo; III zona submareal: platija, cangrejo azul, pepino de mar. La línea azul indica mareas altas.

16.8 | Generalmente es difícil definir los límites entre las comunidades

Como hemos observado previamente, la comunidad es un concepto espacial: especies que ocupan un área determinada. Los ecólogos distinguen entre las comunidades adyacentes o tipos de comunidades basadas en diferencias observables en sus estructuras físicas y biológicas: diferentes agrupaciones de especies que son características de diferentes ambientes físicos. ¿Qué diferencias deben tener dos áreas adyacentes antes de ser consideradas como comunidades separadas? Esta no es una pregunta simple. Observemos el bosque de la Figura 16.6. Dada la diferencia en la composición de especies desde la cumbre hasta las tierras bajas, la mayor parte de los ecólogos definirían estas dos áreas como comunidades de vegetación diferente; sin embargo, a medida que caminamos entre ellas, la distinción no parece ser tan sencilla. Si la transición entre las dos comunidades es brusca, no habría problema en definir los límites de las comunidades. Sin embargo, la composición de las especies y los patrones de predominio pueden ir variando gradualmente. En este caso, el límite no está tan claro.

Los ecólogos tienen una variedad de técnicas de muestreo y estadísticas para delimitar y clasificar las comunidades. Generalmente, todos emplean algunas mediciones de las similitudes o diferencias de las comunidades (véase Cuantificando la ecología 16.1: Similitud entre las comunidades). Aunque resulta simple describir las similitudes y las diferencias entre dos áreas en términos de composición y estructura de las especies, la verdadera clasificación de las áreas en distintos grupos de comunidades implica cierto grado de subjetividad y, generalmente, depende del tipo de estudio en particular y de la escala espacial en el que la vegetación debe describirse.

El ejemplo de la zonación de los bosques presentado en la Figura 16.6 se produce en una distancia relativamente corta de unos pocos cientos de metros o en un área de sólo algunas hectáreas. Si tenemos en cuenta áreas más grandes, las diferencias en la estructura de la comunidad, tanto física como biológica, se incrementa. Un ejemplo es el patrón

Cuantificando la ecología 16.1 | Similitud entre las comunidades

Cuando decimos que la estructura de la comunidad cambia a medida que nos movemos en el paisaje, queremos decir que el sistema de especies que definen esa comunidad difiere de un lugar a otro. Pero ¿cómo cuantificamos este cambio? ¿De qué modo determinan los ecólogos donde termina una comunidad y empieza la otra? Las distinciones entre las comunidades basadas en la diferente composición de las especies es importante tanto para la comprensión de los procesos que controlan la estructura de la comunidad como para los esfuerzos que se realizan para preservar las comunidades naturales (véase el Capítulo 28).

Se han desarrollado algunos índices para medir las similitudes entre dos áreas o parcelas de muestreo según la composición de las especies. Tal vez la más utilizada es el **coeficiente de comunidades de Sorensen (*CC*)**. El índice está basado en la presencia o ausencia de las especies. Se utiliza una lista de especies de los dos sitios o parcelas de muestreo que serán comparadas, y el índice se calcula como:

Número de especies en común para las dos comunidades

$$CC = 2c/(s_1 + s_2)$$

Número de especies de la comunidad 1

Número de especies de la comunidad 2

Como ejemplo de este índice, podemos utilizar las dos comunidades forestales presentadas en las Tablas 16.1 y 16.2:

$$s_1 = 24 \text{ especies}$$
$$s_2 = 10 \text{ especies}$$
$$c = 9 \text{ especies}$$

$$CC = \frac{(2 \times 9)}{(24 + 10)} = \frac{18}{34} = 0{,}529$$

El valor del índice oscila entre 0, cuando las dos comunidades no poseen especies en común, 1,0, cuando la composición de las especies de las dos comunidades son idénticas (todas las especies en común).

El coeficiente de comunidades (*CC*) no considera la abundancia relativa de las especies. Es de mayor utilidad cuando la intención se centra en la presencia o ausencia de las especies. Otro índice de la similitud de las comunidades basado en la abundancia relativa de las especies dentro de las comunidades que están siendo comparadas es la **similitud del porcentaje** (***PS***).

Para calcular la similitud del porcentaje (*PS*), primero se presentan en forma de tabla la abundancia de las especies de cada comunidad como un porcentaje (como se ha realizado para las comunidades de las Tablas 16.1 y 16.2). Luego se agrega el menor porcentaje de cada especie que las comunidades tienen en común. Para las dos comunidades forestales. 16 especies son exclusivas de una comunidad o de otra. El menor porcentaje de esas 16 especies es 0, por lo tanto, no deberán estar incluidas en la sumatoria. Para las nueve especies restantes, el índice se calcula de la siguiente manera:

$$PS = 29{,}7 + 4{,}7 + 4{,}3 + 0{,}8 + 3{,}6 + 2{,}9 + 0{,}4 + 0{,}4 + 0{,}4 = 47{,}2$$

Este índice oscila entre 0, cuando las dos comunidades no tienen especies en común, a 100, cuando la abundancia relativa de las especies de ambas comunidades es idéntica. Cuando se comparan más de dos comunidades, puede calcularse una matriz de valores que represente comparaciones respecto de la comparación de pares de las comunidades —denominada *matriz de similitud.* ●

1. Calcule los índices de Sorensen y el porcentaje de similitud utilizando los datos que se presentan en la Figura 16.6 para los bosques en las zonas de las cimas y las tierras bajas.
2. Estas dos comunidades de bosque, ¿son más o menos similares que los dos sitios de Virginia Occidental comparados más arriba?

de zonación del bosque en el Parque Nacional *Great Smoky Mountains* (Figura 16.9). La zonación es un patrón complejo relacionado con la altitud, la posición de la pendiente y la exposición. Fíjese en que la descripción de las comunidades del bosque en el parque contiene pocos nombres de especies. Nombres como *bosques de Tsuga* no indican la falta de diversidad de especies; se trata sólo de un método abreviado para nombrar comunidades basándose en las especies

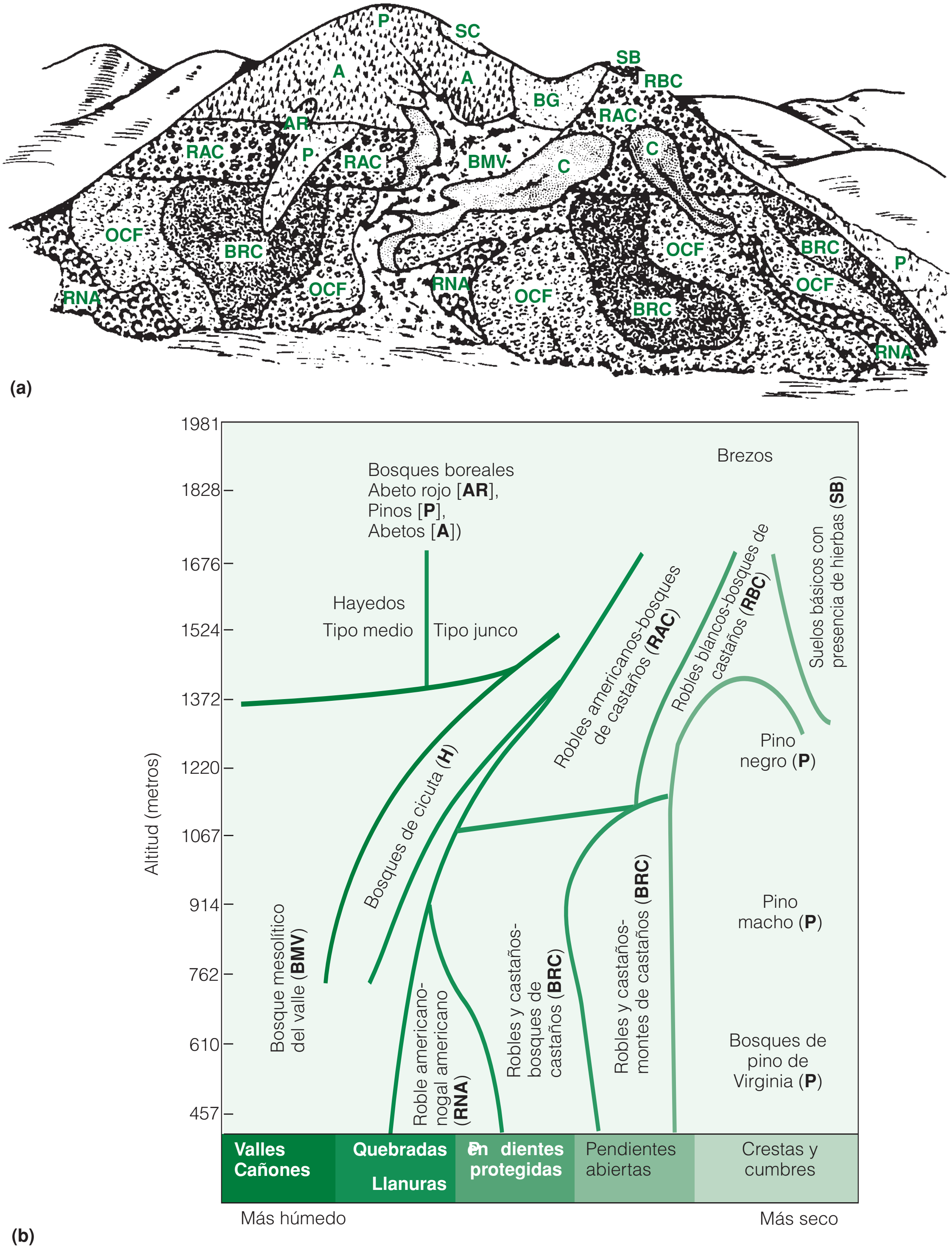

P
SC
SB
RBC
A
A
BG
RAC
AR
RAC
P
RAC
BMV
C
C
OCF
BRC
OCF
RNA
OCF
OCF
BRC
BRC
P
OCF
RNA
BRC
RNA
(a)
1981
1828
1676
1524
1372
1220
1067
914
762
610
457
Altitud (metros)
Bosques boreales
Abeto rojo [**AR**],
Pinos [**P**],
Abetos [**A**])
Brezos
Hayedos
Tipo medio
Tipo junco
Robles americanos-bosques de castaños (**RAC**)
Robles blancos-bosques de castaños (**RBC**)
Suelos básicos con presencia de hierbas (**SB**)
Pino negro (**P**)
Bosques de cicuta (**H**)
Pino macho (**P**)
Bosque mesolítico del valle (**BMV**)
Roble americano-nogal americano (**RNA**)
Robles y castaños-bosques de castaños (**BRC**)
Robles y castaños-montes de castaños (**BRC**)
Bosques de pino de Virginia (**P**)
Valles
Cañones
Quebradas
Llanuras
Pendientes protegidas
Pendientes abiertas
Crestas y cumbres
Más húmedo
Más seco
(b)

Figura 16.9 | Dos descripciones de comunidades forestales en el Parque Nacional *Great Smoky Mountains.* **(a)** La distribución topográfica de los tipos de vegetación en una región occidental idealizada de la montaña y el valle. **(b)** Disposición idealizada de los tipos de comunidad de acuerdo a la altitud y la morfología. (Adaptación de Whittaker 1954.)

dominantes de árboles. Cada comunidad puede describirse como una lista completa de especies, el tamaño de sus poblaciones y sus contribuciones a la biomasa total (como las comunidades que se presentan en las Tablas 16.1 y 16.2). Sin embargo, esas descripciones abundantes no son necesarias para comunicar los cambios más importantes en

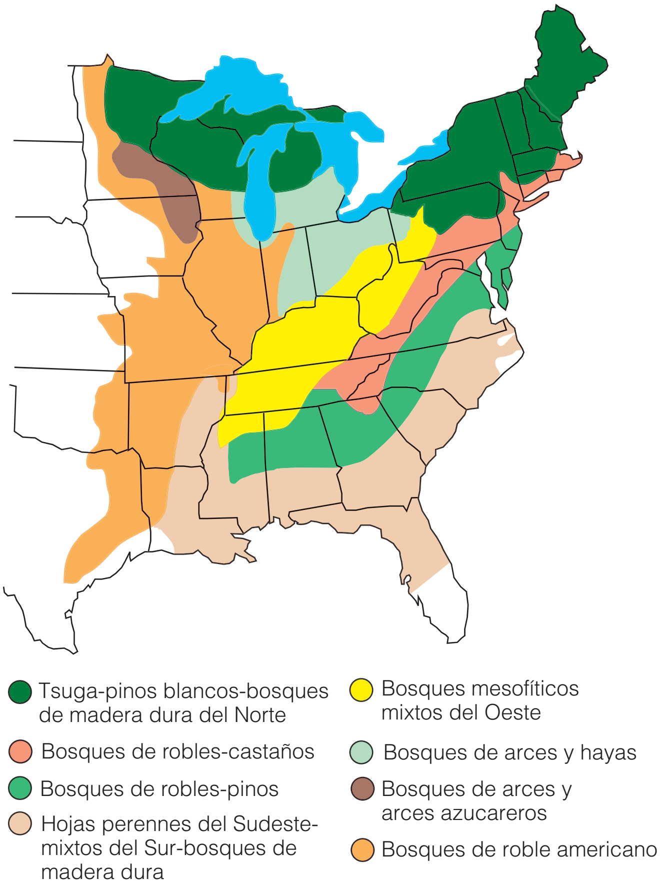

Tsuga-pinos blancos-bosques de madera dura del Norte
Bosques de robles-castaños
Bosques de robles-pinos
Hojas perennes del Sudeste-mixtos del Sur-bosques de madera dura
Bosques mesofíticos mixtos del Oeste
Bosques de arces y hayas
Bosques de arces y arces azucareros
Bosques de roble americano

Figura 16.10 | Las distribuciones a gran escala de las comunidades de bosques caducifolios en el Este de Estados Unidos están definidas por ocho regiones. (Adaptación de Braun 1950.)

la estructura de las comunidades en todo el paisaje. De hecho, a medida que expandimos el área de interés para incluir toda la región del Este de los Estados Unidos, la nomenclatura para clasificar las comunidades del bosque se hace aún más extensa. En la Figura 16.10, que es una descripción en amplia escala de la zonación del bosque en la región del Este de los Estados Unidos, elaborada por Lucy Braun, todo lo que se describe del Parque Nacional *Great Smoky Mountains* en la Figura 16.10 (ubicado en la región Sudeste de Tennessee y Noroeste de Carolina del Norte) se describe como un tipo único de comunidad forestal de robles y castaños, un tipo que se extiende desde Nueva York hasta Georgia.

Estos ejemplos en gran escala de zonación marcan un punto importante al que regresamos cuando examinamos los procesos responsables de las modificaciones espaciales en la estructura de una comunidad: nuestra definición de comunidad es un concepto espacial. Al igual que la definición biológica de población (Capítulo 9), la definición de comunidad se refiere a una unidad espacial que ocupa un área específica. En un sentido, la distinción entre las diferentes comunidades es arbitraria, y se basa en el criterio de clasificación. Como veremos, los métodos utilizados para delimitar las comunidades como unidades espaciales diferenciadas ha conducido a problemas para la comprensión de los procesos responsables de los patrones de zonación (véase el Capítulo 17).

16.9 | Dos visiones contrastadas de la comunidad

Al comienzo de este capítulo, definimos la comunidad como el grupo de especies (poblaciones) que ocupan un área determinada, y que interactúan entre ellas directa o indirectamente. Las interacciones pueden tener tanto una influencia positiva como negativa sobre las poblaciones de especies. ¿Qué importancia tienen estas interacciones en la determinación de la estructura? Esta pregunta ha conducido al principal debate dentro de la ecología durante la primera mitad del siglo XX, el que aún ejerce su influencia en nuestra visión de las comunidades.

Cuando atravesamos la mayor parte de los bosques, podemos observar una gran variedad de especies vegetales y animales, una comunidad. Si andamos lo suficiente, las especies dominantes cambiarán (véase la Figura 16.6). A medida que descendemos desde las tierras más altas hacia el valle, la estructura de la comunidad diferirá. Pero ¿qué ocurrirá si continuamos nuestra caminata hacia la próxima cima y el valle adyacente? Probablemente notaremos que, aunque las comunidades de la cima y el valle son bastante distintos, las comunidades de las dos cimas o valles son bastante similares. Como un botánico hubiese dicho, tienen una composición florística relativamente consistente. En el Congreso Internacional de Botánica de 1910, los botánicos adoptaron el término *asociación* para describir este fenómeno. Una asociación es un tipo de comunidad que posee (1) una composición relativamente consistente de las especies, (2) una apariencia general uniforme (fisonomía) y (3) una distribución característica en un hábitat particular, como el de la cima o el valle. Cuando un hábitat particular o un conjunto de condiciones ambientales se repiten en una región determinada, se observa el mismo grupo de especies.

Algunos científicos de ese tiempo pensaron que la asociación implicaba procesos que podrían ser responsables de la estructuración de las comunidades. La lógica era que si los grupos de especies se asociaban de forma repetitiva, era una prueba indirecta de las interacciones positivas o neutras. Esas pruebas favorecen la visión de las comunidades como unidades integradas. Uno de los principales defensores de este pensamiento fue el botánico Frederick Clements, de Nebraska. Clements desarrolló lo que se ha llegado a conocer como el **concepto holístico de la comunidad**. Clements relacionó asociaciones con organismos, en las que cada especie representaba un componente integrado y que interactuaba en el todo. El desarrollo de la comunidad a través del tiempo (un proceso denominado *sucesión* que analizaremos en el Capítulo 18) fue analizado como el desarrollo de los organismos.

Como se muestra en la Figura 16.11a, según el punto de vista de Clements las especies de una asociación tienen límites distributivos similares junto con el gradiente ambiental y muchos de ellos aumentan hasta su abundancia máxima al mismo punto. Las transiciones entre comunidades adyacentes (o asociaciones) son estrechas, con unas pocas especies en común. Esta visión de la comunidad indica una historia evolutiva en común y respuestas y tolerancias básicas similares (véase el Apartado 2.9) para las especies componentes. El mutualismo y la coevolución tienen un papel importante en la evolución de las especies que conforman la asociación. La comunidad ha evolucionado como un todo integrado; las interacciones entre las especies son el «pegamento» que los mantiene unidos.

A diferencia de Clements que consideraba a las comunidades como organismo, H. A. Gleason tenía otro punto de vista sobre las comunidades. Gleason hizo hincapié en la naturaleza individualista de la distribución de las especies. Su postura se conoció como **concepto individualista** o **del continuo**. El concepto del continuo establece que las relaciones entre las especies coexistentes (las especies que se encuentran dentro de una comunidad) son el resultado de similitudes en sus requerimientos y tolerancias y no el resultado de interacciones intensas o de una historia evolutiva en común. De hecho, Gleason llegó a la conclusión de que los cambios en la abundancia de las especies, junto con los gradientes ambientales se producen tan gradualmente que no resulta práctico dividir la vegetación (especies) en asociaciones. A diferencia de lo que opinaba Clements, Gleason afirmó que la distribución de las especies junto con los gradientes ambientales no forman grupos, sino que representan las respuestas independientes de las especies. Las transiciones son graduales y difíciles de identificar (Figura 16.11b). Lo que denominamos comunidad es simplemente el grupo de especies que cohabitan bajo ciertas condiciones ambientales particulares. La diferencia principal entre estos dos puntos de vista es la importancia de las interacciones, evolutivas y presentes, en la conformación de la estructura de las comunidades. Aunque es tentador querer elegir una de estas dos posturas, las corrientes de pensamiento actuales incluyen elementos de ambas perspectiva, como veremos más adelante.

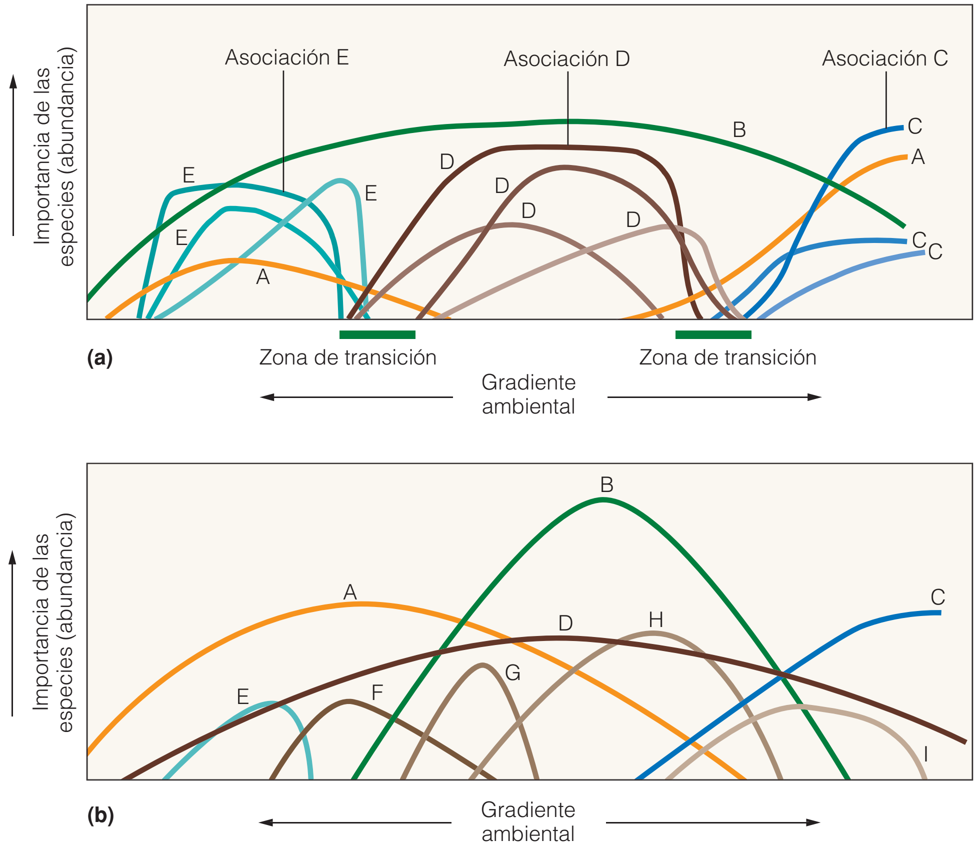


Figura 16.11 | Dos modelos de comunidad. **(a)** El del organismo, o discreto, punto de vista de comunidades propuestas por Clements. Agrupaciones de especies (Cs, Ds y Es) muestran límites de distribución similares y picos de abundancia. Cada grupo define una asociación. Unas pocas especies, (por ejemplo, la A) tienen rangos de tolerancia lo suficientemente amplios que existen en asociaciones adyacentes pero en bajas cantidades. Algunas otras especies (por ejemplo B) son omnipresentes. **(b)** La visión individualista, o continua, de las comunidades propuestas por Gleason. No existen agrupaciones de especies. Los picos de abundancia de las especies dominantes, como A, B, y C, son segmentos meramente arbitrarios a lo largo de una secuencia.

Resumen

Diversidad (16.1)

El grupo de especies (poblaciones) que ocupan un área determinada e interactúan entre sí de manera directa o indirecta, se denomina comunidad. El número de especies de la comunidad define la riqueza en especies. La diversidad de las especies implica dos componentes: la riqueza de especies y la equitatividad de especies, de que modo los individuos están distribuidos en cada especie (abundancia relativa).

Dominancia (16.2)

Cuando pocas especies, o sólo una, predominan dentro de una comunidad, se denominan dominantes. Las especies dominantes son las más numerosas.

Especies clave (16.3)

Las especies clave son aquellas que funcionan de un modo único y significativo según sus actividades y los efectos que producen en la comunidad son desproporcionados con respecto a su abundancia numérica. Su desaparición origina modificaciones en la estructura de la comunidad y generalmente da como resultado una pérdida de diversidad significativa. Su papel dentro de la comunidad puede ser el de crear o modificar hábitats o influir en las interacciones entre otras especies.

Redes tróficas (16.4)

Las relaciones tróficas pueden ser representadas gráficamente como una cadena trófica: una serie de flechas, cada una señalando desde una especie a otra que es su fuente de alimento. Dentro de una comunidad, las numerosas cadenas tróficas se combinan en una red trófica compleja cuyos enlaces conducen desde los productores primarios hasta un conjunto de consumidores. Las especies que sirven de alimento, pero que no se alimentan de otras se denominan especies basales. Las especies que se alimentan de otras, pero que no son presas, se denominan depredadores superiores. Las especies que son tanto depredadoras como presas se denominan especies intermedias.

Grupos funcionales (16.5)

Las especies que explotan un recurso común de un modo similar se denominan gremios. El grupo funcional o tipo funcional es un término más general utilizado para definir a un grupo de especies basándose en la respuesta en común hacia el ambiente, las características del ciclo vital o el papel que desempeñan dentro de la comunidad.

Estructura física (16.6)

Las comunidades se caracterizan por su estructura física. En las comunidades terrestres, la estructura se define en gran parte por la vegetación. La estructura vertical sobre el terreno refleja las formas de vida de las plantas. En las comunidades acuáticas, se define en gran parte por las características físicas, como los perfiles de luz, temperatura y oxígeno. Todas las comunidades poseen un estrato autótrofo y uno heterótrofo. El estrato autótrofo realiza la fotosíntesis. El heterótrofo utiliza el carbono almacenado por los autótrofos como fuente de alimento. La estratificación vertical proporciona la estructura física en la que viven muchas formas de vida animal.

Zonación (16.7)

Las modificaciones en la estructura física y en las comunidades biológicas a lo largo del paisaje dan como resultado la zonación. La zonación es común a todos los ambientes, acuáticos y terrestres. La zonación es más pronunciada dónde se producen los cambios más pronunciados en el ambiente físico, como en las comunidades acuáticas.

Límites de las comunidades (16.8)

En la mayoría de los casos, las transiciones entre las comunidades son graduales, y definir los límites entre las comunidades es difícil. La forma en la que clasificamos una comunidad depende de la escala que utilicemos.

Concepto de comunidad (16.9)

Históricamente, han existido dos conceptos opuestos de comunidad. El concepto de comunidad como organismo la considera como una unidad, una asociación de especies, en la que cada especie es un componente de un todo integrado. El concepto individualista ve la co-ocurrencia de especies como un resultado de las similitudes en los requerimientos y tolerancias.

Preguntas de estudio

1. Distinga entre la riqueza de especies y la equidad de especies.
2. Distinga entre las especies dominantes y las especies clave.
3. ¿Por qué se clasifican las plantas como especies basales en la estructura de una red trófica?
4. ¿Son todos los carnívoros depredadores superiores? ¿Qué distingue a un depredador superior en la estructura de una cadena trófica?
5. Compare la estratificación vertical de una comunidad acuática con la de una comunidad terrestre.
6. Defina la zonación.
7. En la Figura 16.9, la vegetación del Parque Nacional *Great Smoky Mountains* se clasifica en diferentes tipos de comunidades. Este abordaje para la clasificación de los vegetales en diferentes tipos de comunidades ¿sugiere el concepto holístico o individualista de las comunidades? ¿Por qué?

Bibliografía adicional

Brown, J. H. 1995. *Macroecology.* Chicago: University of Chicago Press.

En este libro, Brown presenta una perspectiva amplia de la visión ecológica de las comunidades en grandes escalas geográficas y temporales.

Estes, J., M. Tinker, T. Williams, y D. Doak. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282:473-6.

Un ejemplo excelente del papel que cumplen las especies clave en las comunidades de costa marina en la región occidental de Alaska.

Pimm, S. L. 1982. *Food webs.* New York: Chapman & Hall.

Aunque fue publicado por primera vez hace más de 20 años, este libro sigue siendo la introducción más completa y más clara al estudio de las redes tróficas.

Pimm, S. L. 1991. *The balance of nature.* Chicago: University of Chicago Press.

Un excelente ejemplo de la aplicación de los estudios teóricos de las redes tróficas y la estructura de las comunidades ecológicas en los temas actuales relacionados con la ecología de la conservación.

Power, M. E., D. Tilman, J. Estes, B. Menge, W. Bond, L. Mills, G. Daily, J. Castilla, J. Lubchenco, y R. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *Bioscience* 46:609-20.

Este trabajo ofrece una revisión del concepto de especies clave como fue presentado por muchos investigadores actuales en el campo de la ecología de las comunidades.

Ricklefs, R. E., y D. Schluter, eds. 1993. *Ecological communities: historical and geographic perspectives.* Chicago: University of Chicago Press.

Este trabajo innovador examina la biodiversidad en sus contextos geográficos e históricos más amplios y explora temas relacionados con los patrones globales de la riqueza de especies y los hechos históricos que dan forma tanto a las comunidades regionales como locales.

Capítulo 17 | Factores que influyen en la estructura de las comunidades

17.1 El nicho fundamental restringe la estructura de las comunidades
17.2 Las interacciones entre las especies son difusas
17.3 Las redes tróficas ilustran las interacciones indirectas
17.4 Las redes tróficas implican controles en la estructura de las comunidades
17.5 Las interacciones entre especies a lo largo de los gradientes ambientales son afectadas por la tolerancia al estrés y la competencia
17.6 La heterogeneidad ambiental influye en la diversidad de las comunidades
17.7 La disponibilidad de recursos puede influir en la diversidad vegetal dentro de una comunidad

La comunidad es un grupo de especies vegetales y animales que habitan en un área determinada. Como tal, la comprensión de la estructura biológica de la comunidad depende de la distribución y abundancia de las especies. Hasta aquí hemos examinado una amplia variedad de temas relacionados con esta cuestión, incluyendo la adaptación de los organismos al ambiente físico, la evolución de las características del ciclo vital y su influencia en la demografía de las poblaciones y la interacción entra las diferentes especies. En el Capítulo 16, hemos analizado las características que definen tanto la estructura biológica como física de las comunidades y hemos descrito los cambios en la estructura de las comunidades a medida que nos movemos a través del paisaje. Sin embargo, el papel de la ciencia es ir más allá de la descripción y responder a las preguntas fundamentales relacionadas con los procesos que dan origen a los patrones observados. ¿Qué procesos determinan el patrón estructural de una comunidad? ¿Cómo responderán esas comunidades a la incorporación o a la desaparición de una especie? ¿Por qué las comunidades en algunos ambientes son más o menos diversas que en otros? En este capítulo integraremos nuestro estudio de la adaptación de los organismos al ambiente físico presentada en la Tercera parte (Capítulos 6 al 8) con la discusión de la integración de las especies presentada en la Quinta parte (Capítulos 13 al 15) para explicar los procesos que controlan la estructura de las comunidades dentro de una amplia variedad de ellas.

17.1 | El nicho fundamental restringe la estructura de las comunidades

En el Capítulo 2, introdujimos el concepto de tolerancia al ambiente (véase el Apartado 2.9). Todos los organismos vivos tienen un rango de condiciones ambientales bajo las cuales pueden sobrevivir, crecer y reproducirse. Este rango de condiciones ambientales no es el mismo para todos los organismos. Las condiciones bajo las cuales un organismo puede funcionar de manera favorable son consecuencia de una amplia variedad de adaptaciones fisiológicas, morfológicas y de comportamiento. Además de permitir al organismo funcionar bajo un rango específico de condiciones ambientales, estas mismas adaptaciones también limitan su capacidad para funcionar igualmente bien bajo condiciones diversas. En la Tercera parte, hemos explorado numerosos ejemplos de esa premisa. Las plantas que se adaptan a ambientes con mucha luz muestran características que les impiden crecer con éxito bajo condiciones de poca luz (véase el Capítulo 6). Los animales que regulan la temperatura corporal a través de la ectotermia (animales de sangre fría) son capaces de reducir sus requerimientos de energía durante los periodos de escasez de recursos. Sin embargo, la dependencia de fuentes externas de energía, limita los periodos diurnos y estacionales de actividad como también la distribución geográfica de los poiquilotermos (véase el Capítulo 7). El número de crías producidas de una vez restringe las posibilidades de cuidado parental (véase el Capítulo 8). Cada serie de adaptaciones refleja una solución a un conjunto de condiciones ambientales y, de manera inversa, impide la adaptación a otras. El conjunto de adaptaciones es lo que define el nicho fundamental de las especies (véase el Apartado 13.9).

Las condiciones ambientales varían con el tiempo y con el espacio (Segunda parte). Esta observación, cuando se combina con las diferencias inherentes a los nichos fundamentales de las especies, ofrecen un punto de partida desde el cual explorar los procesos que estructuran a las comunidades. Podemos representar el nicho fundamental de un conjunto de especies con curvas en forma de campana a lo largo de un gradiente ambiental, como la disponibilidad de agua o luz para las plantas (Figura 17.1). La respuesta de cada especie se define en términos de abundancia. Aunque los nichos fundamentales se superponen, cada especie tiene límites mas allá de los cuales no puede sobrevivir. La distribución del nicho fundamental a lo largo del gradiente ambiental representa una restricción de gran importancia en la estructura de las comunidades. Para un determinado rango de condiciones ambientales, sólo un subconjunto de especies puede sobrevivir, crecer y reproducirse. A medida que las condiciones ambientales se modifican, entre un lugar y otro, la posible distribución y abundancia de las especies cambiará, y esto modificará la estructura de la comunidad. Por ejemplo, la distribución geográfica de tres especies de árboles que componen las comunidades forestales, en la región occidental de Virginia descrita en las Tablas 16.1 y 16.2 se presentan en la Figura 17.2. Como se ha estudiado en el Capítulo 9, estas distribuciones geográficas reflejan la incidencia de condiciones ambientales adecuadas (tolerancia ambiental). Fíjese en que las distribuciones geográficas de las tres especies de árboles difieren un poco y los terrenos de Virginia occidental son parte de una región geográfica relativamente pequeña donde las distribuciones de estas tres especies de árboles se superponen. A medida que nos trasladamos desde estos emplazamientos en Virginia occidental hacia otras regiones del Este de Norteamérica, el conjunto de especies de árboles cuya distribución se superpone cambiará y, como consecuencia, también lo hará la estructura biológica de la comunidad forestal.

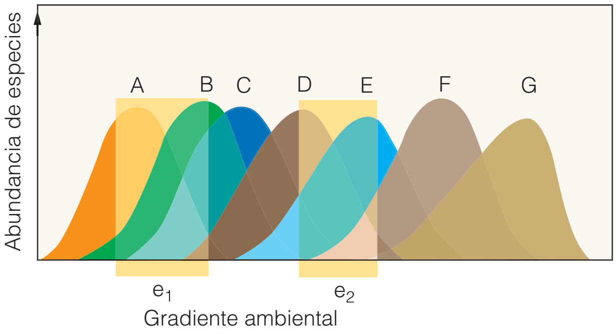


Figura 17.1 | El nicho fundamental de siete especies hipotéticas a lo largo de un gradiente ambiental (P. ej. humedad, temperatura o altura) en ausencia de la competencia de otras especies. Todas las especies poseen respuestas al gradiente en forma de campana, pero cada una tiene limites de tolerancia diferentes definidos por un valor mínimo y máximo del gradiente. Cuando cambian las condiciones, por ejemplo de e_1 a e_2, el sistema de especies que puede potencialmente existir en la comunidad cambia.

Esta visión de la comunidad es lo que los ecólogos llaman **modelo nulo**. Supone que la presencia y la abundancia de las especies individuales que se encuentran en una determinada comunidad son el resultado de las respuestas independientes de las especies individuales al ambiente físico que prevalece. Las interacciones entre las especies no tienen una influencia significativa en la estructura de la comunidad. Si consideramos los ejemplos que hemos examinado en los tres capítulos anteriores, este supuesto puede parecer un poco extraño. Sin embargo, es útil como referencia con la cual comparar los patrones reales que se observan dentro de la comunidad. Por ejemplo, este modelo nulo es la base para las comparaciones en los experimentos, examinados en los capítulos previos, en los cuales las interacciones entre dos especies (competencia, depredación, parasitismo y mutualismo) se observan al eliminar físicamente una de las especies y examinar la respuesta poblacional de la otra. Si la población de la especie que queda no difiere de la observada en presencia de la especie que ha sido eliminada, podremos suponer que la aparente interacción no tiene influencia en la abundancia de la especie que ha permanecido dentro de la comunidad.

Sin embargo, existen gran cantidad de pruebas que afirman que la interacción entre las especies influye tanto en la presencia como en la abundancia de las mismas dentro de una amplia variedad de comunidades. Como hemos visto en los ejemplos que se han presentado en la Quinta parte, las interacciones entre las especies modifican el nicho fundamental de las especies involucradas, influyen en su abun-

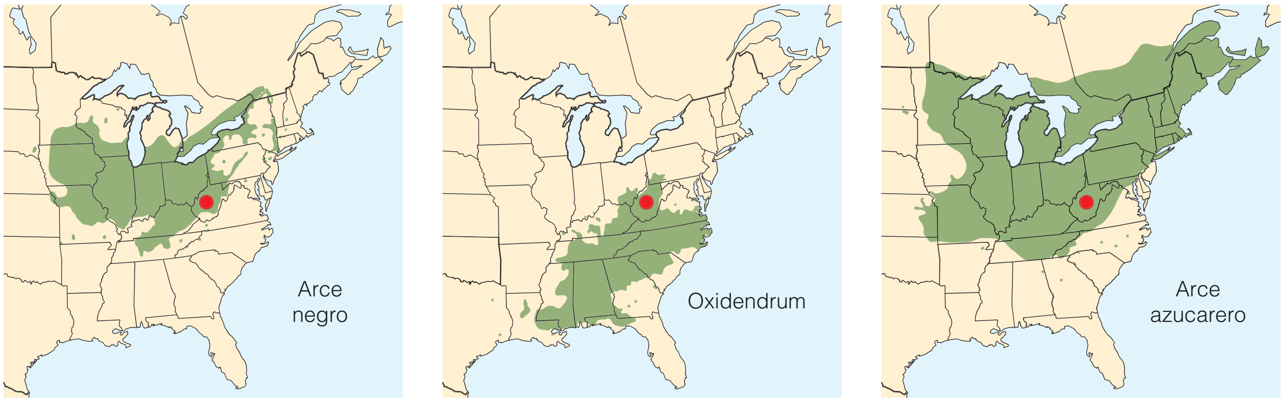


Figura 17.2 | Distribución geográfica de las tres especies de árboles que son parte de las dos comunidades forestales presentadas en las Tablas 16.1 y 16.2. Fíjese en que las tres especies de árboles muestran diferentes distribuciones geográficas y que la región de Virginia occidental (que se muestra en el círculo rojo) cae dentro de una región muy limitada en la que se superponen las distribuciones de las tres especies. A medida que uno se desplaza por el Este de Norteamérica, el sistema de tres especies de árboles cuyas distribuciones se superponen cambiará y por lo tanto también lo hará la composición de las comunidades forestales.

dancia relativa y, en algunos casos, en su distribución. El proceso de competencia interespecífica puede reducir la abundancia, e incluso excluir algunas especies de una comunidad, mientras que las interacciones positivas, como la facilitación y el mutualismo, pueden mejorar la presencia de las especies o inclusive extender su distribución más allá de la definición de su nicho fundamental (véase Perfil de investigadores: Sally Hacker). Debido a que los estudios que examinan la interacción entre las especies con frecuencia prestan atención a sólo dos, o como mucho, a un pequeño subsistema de especies que se encuentran dentro de una comunidad, son propensos a subestimar la importancia de la interacción entre las especies en la estructura y la dinámica de las comunidades.

17.2 | Las interacciones entre las especies son difusas

Una de las razones por la cual estos experimentos tienden a subestimar la importancia de la interacción entre las especies en las comunidades es que las interacciones son a menudo difusas e incluyen cierto número de especies. El trabajo de Norma Fowler en la Duke University nos sirve de ejemplo. Ella examinó interacciones competitivas dentro de una comunidad madura retirando selectivamente especies vegetales de parcelas experimentales y evaluando las respuestas en el desarrollo de las especies que permanecieron. Los resultados demostraron que las interacciones competitivas dentro de la comunidad tendían a ser más bien débiles y difusas. La eliminación de especies individuales apenas tuvo efecto alguno. Sin embargo, la respuesta a la eliminación de grupos de especies tendía a ser mucho más importante, lo que indicaba que las especies individuales competían junto con otras especies por los recursos esenciales dentro de la comunidad. En la competencia difusa, la interacción directa entre dos especies cualesquiera debería ser débil, lo que dificultaría determinar el efecto de cualquier especie dada sobre otra. Sin embargo, de manera colectiva, la competencia podría ser un factor importante en la limitación de la abundancia de todas las especies involucradas.

La interacción difusa, en la que una especie podría estar influenciada por sus interacciones con muchas otras especies, no se limita sólo a la competencia. En el ejemplo de los ciclos depredador-presa del Capítulo 14 (véase el Apartado 14.16), un conjunto de especies depredadoras (que incluyen linces, coyotes y búho cornudo americano) son responsables de los ciclos periódicos de la población de la liebre americana. Ejemplos de mutualismo difuso relacionados con la polinización y la dispersión de semillas se presentan en el Capítulo 15 (véanse los Apartados 15.13 y 15.14), donde una sola especie vegetal puede ser dependiente de varias especies animales para que su reproducción sea eficaz. Aunque las redes tróficas presentan sólo una visión limitada de las interacciones de las especies dentro de una comunidad, ofrecen un modo excelente de ilustrar la naturaleza difusa de las interacciones de las especies (véase Cuantificando la ecología 17.1: La cuantificación de la estructura de las redes tróficas: conectancia). Charles J. Krebs, de la Universidad de British Columbia ha desarrollado una red trófica generalizada para las comunidades de los bosques boreales del Noroeste de Canadá (Figura 17.3). Esta red trófica contiene el sistema planta —liebre americana— carní-

Cuantificando la ecología 17.1 | La cuantificación de la estructura de las redes tróficas: conectancia

La utilización de redes tróficas para describir la estructura de una comunidad ha sacado a la luz varias cuestiones sobre las fuerzas que estructuran las comunidades ecológicas. Las comunidades difieren en la disposición de las especies y en las conexiones de alimentación, y esas diferencias tienen consecuencias en las dinámicas de la población de las especies que la componen. Como veremos en el Apartado 17.3, la forma en la que las especies están conectadas dentro de la red trófica tiene implicaciones para la estructura y la dinámica de la comunidad, más allá de las interacciones directas entre depredador y presa. Una de las formas en que las redes tróficas de las diferentes comunidades difieren es en su grado de conectancia.

La conectancia es una forma de describir cuántas uniones posibles se presentan en una red trófica. Las conexiones son simplemente las líneas que unen al consumidor y al que es consumido. Una fórmula para la conectancia es:

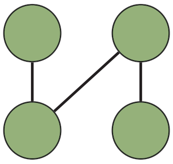
Número de conexiones en la cadena trófica

$$C = L/[S(S-1)/2]$$

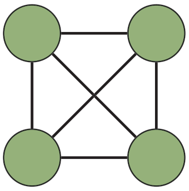
Índice de conectancia

Número de especies en la red trófica

Esta fórmula está basada en la noción de que en una red formada por especies S, hay $S(S-1)/2$ conexiones unidireccionales posibles (las conexiones entre dos especies van en una sola dirección), excluyendo el canibalismo.



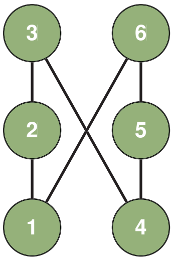
Considere la cadena trófica simple presentada arriba. Hay cuatro especies (círculos) y tres conexiones (flechas). El número de conexiones posibles es de $4(4-1)/2$, ó 6 y la conectancia es de 3/6, ó 0,5. Las conexiones posibles se muestran en la figura que sigue. No se muestran flechas, porque las conexiones posibles podrían representar una o dos interacciones posibles (dirección de la flecha).



La densidad de conexión L/S se refiere al número promedio de conexiones de alimentación por especie. Es una función de la conectancia y el número de especies de la red trófica. En el ejemplo presentado más arriba, el valor de la densidad de conexión es de 3/4 ó 0,75.

La densidad de interacciones de una red trófica proporciona una medida de la complejidad de la comunidad. Los sistemas muy conectados contienen muchas conexiones de un número dado de especies. Una cuestión central en el estudio de redes tróficas es cómo la conectancia varía con la diversidad. Algunos estudios recientes sugieren que el número de conexiones de una red trófica se incrementa con la riqueza de las especies pero la conectancia decrece. La razón para este patrón no se comprende completamente, pero la conectancia de una red trófica está influida por la abundancia de especies generalistas (depredadores que se alimentan de varias especies de presas) comparados con el número de especialistas (depredadores que se alimentan de una o unas pocas especies de presas). De la misma manera, la conectancia se incrementará con la presencia de omnívoros si se compara con herbívoros o carnívoros estrictos.

Utilice la cadena trófica que se muestra abajo para responder las siguientes preguntas. ●



1. ¿Cuántas conexiones se presentan en la cadena trófica que se muestra arriba?
2. ¿Cuántas uniones posibles hay? (utilice la fórmula presentada anteriormente)
3. ¿Cuál es el valor de conectancia para esta cadena trófica?
4. ¿Hay alguna especie omnívora en la cadena trófica?

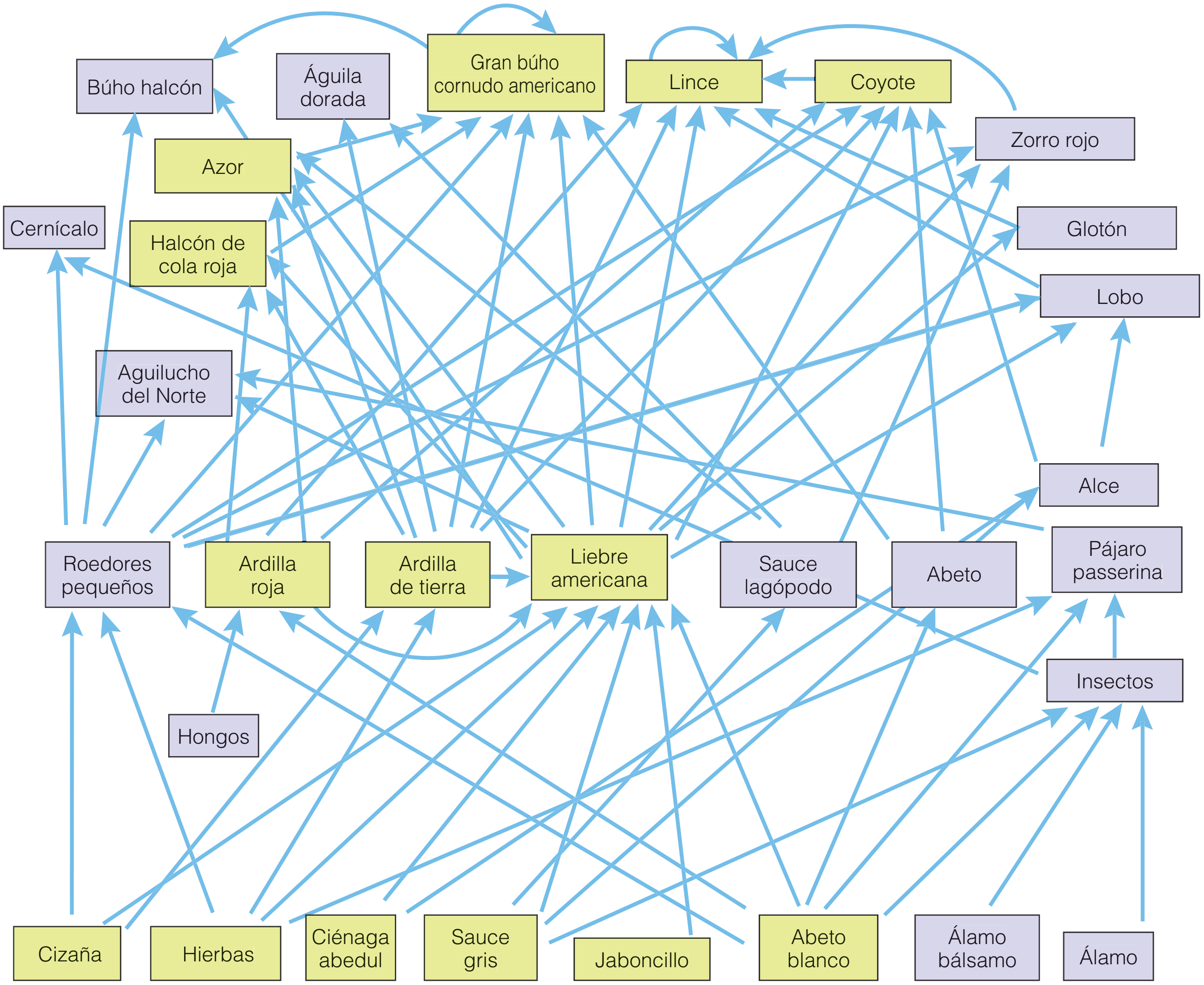

Búho halcón
Águila dorada
Gran búho cornudo americano
Lince
Coyote
Zorro rojo
Azor
Cernícalo
Halcón de cola roja
Glotón
Lobo
Aguilucho del Norte
Alce
Roedores pequeños
Ardilla roja
Ardilla de tierra
Liebre americana
Sauce lagópodo
Abeto
Pájaro passerina
Insectos
Hongos
Cizaña
Hierbas
Ciénaga abedul
Sauce gris
Jaboncillo
Abeto blanco
Álamo bálsamo
Álamo

Figura 17.3 | Una cadena trófica generalizada de los bosques boreales del noreste de Canadá. Las especies dominantes dentro de la comunidad se muestran en verde. Las flechas conectan a los depredadores con las especies de presas. Las flechas que salen de una especie y vuelven a la misma (caja) representan el canibalismo. (Adaptado de Krebs 2001.)

voro que se ha estudiado en el Capítulo 14 (véase la Figura 14.16). Las flechas apuntan desde la presa hacia el depredador y la flecha que vuelven a la misma caja (especies) representa el canibalismo (búho cornudo americano y lince). Aunque la red trófica sólo muestra las uniones directas entre depredador y presa, también implica el potencial para la competencia entre depredadores por un recurso de presa compartido. Esto ilustra la naturaleza difusa de la interacción de las especies dentro de esta comunidad. Por ejemplo, 10 de los 12 depredadores que se presentan dentro de la comunidad cazan liebre americana. Cualquier especie única de depredador tendría un efecto limitado en la población de la liebre americana, pero el impacto combinado actúa regulando la población de la liebre americana. Este mismo ejemplo ilustra la naturaleza difusa de la competencia dentro de esta comunidad. Aunque las 12 especies depredadoras se alimentan de una amplia variedad de especies de presas, la liebre americana representa un importante recurso alimenticio compartido para los tres depredadores dominantes: linces, búhos cornudos americanos y coyotes.

17.3 | Las redes tróficas ilustran las interacciones indirectas

Las redes tróficas también ilustran un segundo rasgo importante de la interacción entre las especies dentro de la comunidad: los efectos indirectos. Las interacciones indirectas suceden cuando una especie no interactúa con una segunda especie directamente pero influye en una tercera especie que tiene una interacción directa con la segunda. Por ejemplo, en la cadena trófica presentada en la Figura 17.3, el lince no posee una interacción directa con el abeto blanco; sin embargo, al reducir las poblaciones de la liebre americana y otros herbívoros que se alimentan del abeto blanco, el lince puede tener un efecto positivo en la población del abeto blanco (supervivencia de plantones y árboles jóvenes). La característica clave de las interacciones indirectas es que pueden producirse en toda la comunidad como resultado de una única interacción directa entre dos especies.

El papel de la depredación para determinar la estructura de las comunidades mediante la influencia que ejerce en los resultados de las interacciones competitivas entre las especies de presas ofrece otro ejemplo de los efectos indirectos dentro de las redes tróficas. Robert Paine, de la Universidad de Washington, fue uno de los primeros ecólogos en demostrar este punto. La zona intermareal a lo largo de las líneas de costa rocosa del noroeste del Pacífico es el hogar de muchos mejillones, percebes, lapas y chitones (todos invertebrados herbívoros). Todas estas especies son presas de las estrella de mar *Pisaster* (Figura 17.4). Paine llevó a cabo un experimento en el cual eliminó a la estrella de mar de algunas áreas (parcelas experimentales) mientras que dejaba otras áreas tal como estaban para poderlas comparar (controles). Tras eliminar las estrellas de mar, el número de especies de presas en las parcelas experimentales descendió de 15, que había al inicio del experimento, a 8. En ausencia de depredación, varias de las especies de mejillones y percebes que eran los principales competidores excluyeron a las otras especies y redujeron la diversidad general de la comunidad. Este tipo de interacción indirecta se denomina **depredación clave**, donde el depredador aumenta el número de uno o más competidores inferiores mediante la reducción de la abundancia del competidor superior.

El ecólogo Robert Holt, de la Universidad de Florida, fue el primero en describir las condiciones que podrían promover cierto tipo de interacción indirecta a la que denominó **competencia aparente.** De una manera simple, la competencia aparente sucede cuando una sola especie de depredador se alimenta de dos especies presa (Figura 17.5). En ausencia de la especie depredadora, la población de cada especie presa se regula mediante mecanismos puramente intraespecíficos, dependientes de la densidad (véase el Capítulo 11) y ni siquiera compiten entre ellas, directa o indirectamente. Supongamos ahora que la abundancia del depredador depende de la abundancia total de la presa (respuesta numérica discutida en el Apartado 14.5). Bajo estas condiciones, la abundancia de población combinada de las dos especies presa soportará una mayor densidad de depredadores frente a situaciones en las que haya una sola especie presa. Debido a que el incremento en la abundancia del depredador incrementará la tasa a la cual la presa es consumida (véase el Apartado 14.4), puede darse la situación en la que ambas especies existan en menores densidades cuando están juntas que cuando están separadas. Aunque el patrón de densidad de población reducida en presencia de otras especies podría tener una apa-

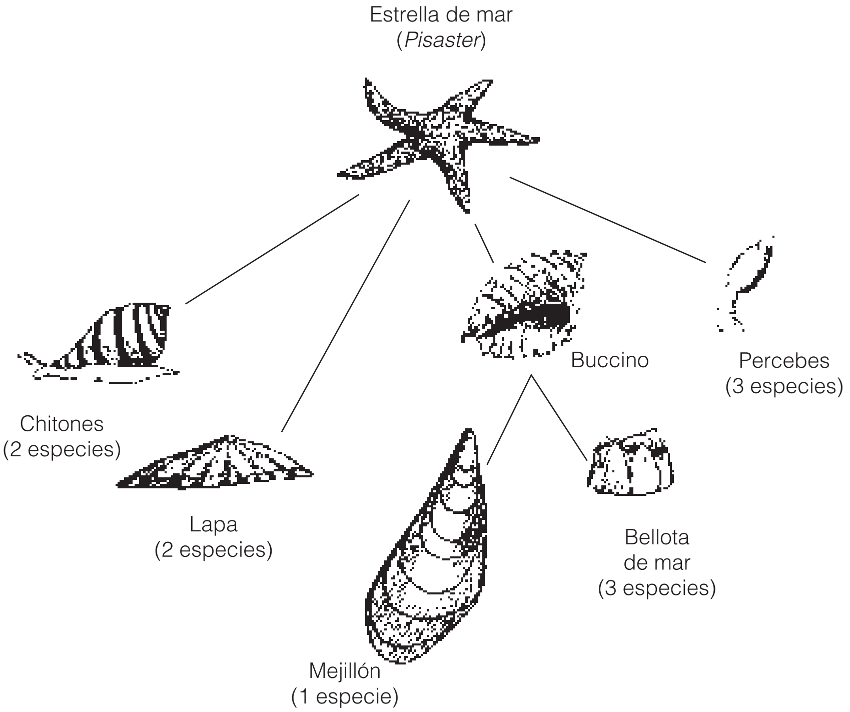


Figura 17.4 | La zona intermareal rocosa de la costa Noroeste del pacífico está habitada por una variedad de especies que incluyen estrellas de mar, percebes, lapas, chitones y mejillones. Una cadena trófica de esta comunidad muestra que la estrella de mar *Pisaster* depreda sobre una gran variedad de especies invertebradas. La eliminación experimental del *Pisaster* de la comunidad reduce la diversidad de las especies presa como resultado del incremento de la competencia. (Adaptado de Paine 1969.)

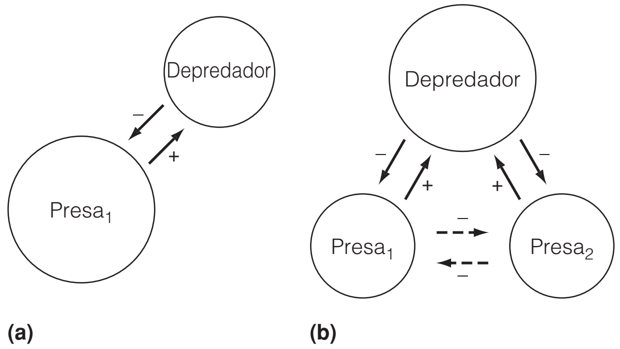


Figura 17.5 | El diagrama ilustra el surgimiento de la competencia aparente entre dos especies de presa (Presa$_1$ y Presa$_2$) que poseen un depredador común (Depredador). Las interacciones directas están representadas por una flecha de línea continua, y las interacciones indirectas entre las especies están indicadas por la flecha de líneas punteadas. El tamaño de la población del depredador y de la presa se indica con el tamaño de sus respectivos círculos. La relación entre una única especie de presa (Presa$_1$) y su depredador **(a)** se ve modificada por la presencia de una segunda presa (Presa$_2$) a partir de lo cual el depredador también se alimenta de ella **(b)**. Las poblaciones combinadas de las dos especies presa, sin embargo, funcionan para incrementar la población del depredador a un nivel mayor del que podrían soportar cualquiera de las dos especies por separado. Como resultado, las tasas más altas de depredación funcionan para reducir las poblaciones de ambas especies de presa, inclusive aunque las dos especies de presas no interactúen directamente. La reducción de ambas poblaciones de presas otorga una apariencia externa de competencia interepecífica.

riencia externa de competencia interespecífica (ya que las especies presa son menos abundantes cuando coexisten que en ausencia de otras especies), de hecho, las dos especies no compiten ni directa ni indirectamente (véase la Figura 17.5). La menor abundancia de las dos especies coexistentes tiene su origen en la mayor abundancia de la población del depredador sostenida por ambas poblaciones de presa juntas más que por una sola población de presa.

Aunque la competencia aparente es un concepto interesante que puede surgir de la estructura de las redes tróficas, ¿sucede realmente en la naturaleza? Muchos estudios han hallado patrones en las comunidades que concuerdan con la competencia aparente, y existen pruebas experimentales convincentes de la competencia aparente en comunidades intermareales, de agua dulce y terrestres. Uno de esos estudios fue realizado por los ecólogos Christine Müller y H. C. J. (Charles) Godfray del Imperial College en Berkshire, Inglaterra. Müller y Godfray examinaron el papel de la competencia aparente entre dos especies de pulgones que no interactúan directamente pero comparten un depredador común. El pulgón de las ortigas (*Microlophium carnosum*) se alimenta únicamente de ortigas (*Urtica* spp.), mientras que el pulgón de la avena (*Rhopalosiphum pad*) se alimenta de una gran variedad de hierbas. Aunque estas dos especies de pulgones utilizan diferentes recursos vegetales dentro de la comunidad, comparten un depredador común: las mariquitas (Coccinellidae). Los investigadores colocaron macetas con ortigas que contenían colonias de pulgones de las ortigas en parcelas de hierbas dentro de la comunidad que tenían poblaciones naturales de pulgones de la avena. En un subsistema de parcelas de hierba se aplicó fertilizante, lo que llevó a un rápido crecimiento de la hierba y a un incremento en la población local de pulgones de la avena. Las colonias de pulgones de las ortigas adyacentes a las parcelas fertilizadas sufrieron una disminución en su población comparándolas con las colonias adyacentes a las parcelas no fertilizadas (parcelas de control con poca población de pulgones de la avena). La reducción de la población de los pulgones de la ortiga en los alrededores de las altas densidades de población de pulgones de la avena (parcelas fertilizadas) se debió al incremento de la depredación por las mariquitas, atraídas hacia el área por las grandes concentraciones de pulgones de la avena.

Aunque algunas interacciones indirectas tienen consecuencias negativas en las especies afectadas, como en el caso de la competencia aparente, en otros casos las interacciones indirectas entre las especies pueden ser positivas. Un ejemplo lo encontramos en un estudio de lagunas alpinas en Colorado efectuado por Stanley Dodson de la Universidad de Wisconsin. Aquí, se incluyen las relaciones entre dos especies herbívoras de *Daphnia* y sus depredadores, una larva de mosquito (*Chaoborus*) y una salamandra en estado larvario (*Ambystoma*). La larva de salamandra depreda sobre la más grande de las dos especies de *Daphnia* y la larva de mosquito depreda sobre las especies más pequeñas (Figura 17.6). En un estudio de 24 comunidades de laguna en las montañas de Colorado, Dodson descubrió que, donde había salamandras en estado larvario, el número de *Daphnias* grandes era bajo y el número de *Daphnias* pequeñas, alto. Sin embargo, en las lagunas en las que la larva de salamandra estaba ausente, los individuos de *Daphnias* pequeñas estaban ausentes y los mosquitos no sobrevivían. Las dos especies de *Daphnias* aparentemente competían por los mismos recursos. Cuando la larva de salamandra no estaba presente, la más grande de las dos especies de *Daphnia* sacaba de la competición a la más pequeña. Con la larva de salamandra presente, la depredación reduce la tasa de crecimiento de la población de *Daphnia* más grande, lo que permite la coexistencia de las dos especies. En este ejemplo, se muestran dos interacciones indirectas positivas. La salamandra en estado larvario beneficia de manera indirecta a las especies más pequeñas de *Daphnia* al reducir el tamaño de población de su competidor. Posteriormente, el mosquito parece depender de la presencia de la salamandra larvaria para su supervivencia en la laguna. La interacción indirecta entre el mosquito y la salamandra larvaria se conoce como **comensalismo indirecto**, porque la interacción es beneficiosa para el mosquito

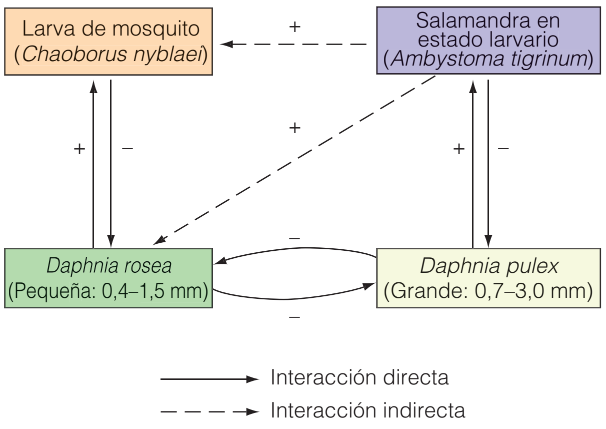


Figura 17.6 | **El diagrama muestra la relación entre la larva de mosquito (*Chaoborus*), la salamandra en estado larvario (*Ambystoma*) y dos especies de *Daphnia* (*D. rosea* y la más grande *D. Pulex*) que habitan en comunidades de lagunas en las montañas de Colorado. La eliminación de las salamandras en estado larvario de algunas lagunas dio como resultado la exclusión competitiva de *D. rosea* por *D. pulex* y la extinción local de la población del mosquito que se alimentaba de ella.** (Adaptado de Dodson 1974).

pero neutral para la salamandra larvaria. Cuando la interacción indirecta beneficia a ambas especies depredadoras, la interacción indirecta se denomina **mutualismo indirecto.**

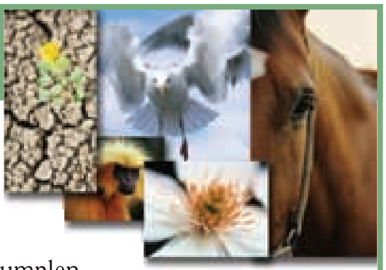
Este papel de las interacciones indirectas puede demostrarse sólo en experimentos controlados en los que se manipula la población de las especies involucradas. A pesar de que la importancia de las interacciones indirectas se mantiene en un nivel altamente especulativo, experimentos como los presentados anteriormente indican positivamente que las interacciones indirectas entre especies, tanto positivas como negativas, pueden ser una fuerza integradora en la estructuración de las comunidades naturales. Dentro de la ecología, cada vez se toma más en cuenta el papel de los efectos indirectos en la formación de la estructura de las comunidades y la comprensión de estas complejas interacciones es más que un ejercicio académico: posee implicaciones directas con la conservación y el manejo de las comunidades naturales. Como en el ejemplo de la estrella de mar en la zona intermareal, eliminar a una especie de la comunidad puede traer muchas consecuencias imprevistas. Por ejemplo, Joel Berger de la Universidad de Nevada y sus colegas han examinado la forma en la que las extinciones locales de osos grizzly (*Ursus arctos*) y lobos (*Canis lupus*) del ecosistema del Sur de Greater Yellowstone, que resultó de décadas de control activo de depredadores, ha afectado a la comunidad ecológica. Una consecuencia imprevista de la pérdida de estos grandes depredadores es la reducción de la población de aves que utiliza la vegetación de los ríos (hábitats fluviales) dentro de la región. La eliminación de los grandes depredadores de la comunidad dio como resultado un aumento de la población de alces americanos (especies presa). El alce americano se alimenta selectivamente de sauces (*Salix* spp.) y otras especies leñosas que florecen a lo largo de las líneas de costa de los ríos. El aumento de la población de alces americanos tuvo un impacto dramático en la vegetación de las áreas fluviales que proporcionan un hábitat para una amplia variedad de especies de aves, lo que llevó a la extinción local de algunas poblaciones.

17.4 | Las redes tróficas implican controles en la estructura de las comunidades

La riqueza de las pruebas experimentales ilustra la importancia de las interacciones tanto directas como indirectas en la estructura de las comunidades. Sobre esa base, quedaría justificado rechazar el modelo nulo presentado en el Apartado 17.1. Sin embargo, dada la complejidad de las interacciones directas e indirectas sugeridas por las redes tróficas, ¿de qué manera podemos comenzar a comprender qué interacciones son importantes en el control de la estructura de la comunidad y cuáles no? ¿Existe algún subgrupo de interacciones que ejerzan un efecto dominante, mientras que la mayoría tiene un impacto pequeño más allá de aquellas especies involucradas directamente? La hipótesis de que todas las interacciones entre especies son importantes en el mantenimiento de la estructura de la comunidad sugeriría que la comunidad es como un castillo de naipes y que eliminar cualquier especie podría producir un efecto dominó en todas las demás. La hipótesis de que sólo un pequeño subgrupo de interacciones entre especies controla la estructura de la comunidad sugiere un ensamble de especies más flexible.

Estas preguntas forman parte de la vanguardia de la ecología de la conservación, dada la dramática disminución de diversidad biológica que está ocurriendo como resultado de la actividad humana (véase Cuestiones de ecología: ¿remaches o redundancia?). Ciertas especies dentro de la comunidad pueden ejercer una influencia dominante en la estructura de la comunidad, tales como la estrella de mar depredadora que habita en las comunidades intermareales rocosas. Sin embargo, la importancia relativa de la mayor parte de las especies en el funcionamiento de las comunidades es, en gran parte, un misterio. Un enfoque que se utiliza para simplificar la tarea es agrupar a las especies en grupos funcionales basados en criterios relacionados con su función dentro de la comunidad. Por ejemplo, el concepto de gremios presentado en el Apartado 16.5 es una agrupación funcional de especies basada en funciones similares dentro de la comunidad o la explotación del mismo recurso (por ejemplo, herbívoros de pastoreo, polinizadores, aves que hacen su nido en cavidades). Al agrupar especies en un número menor de grupos funcionales, es posible explorar los procesos que

Cuestiones de ecología | ¿Remaches o redundancia?



La actividad humana, principalmente la dirigida a destruir los hábitats, genera un impacto considerable en la diversidad biológica del planeta. Actualmente, atravesamos una etapa de extinciones en masa, y las estimaciones de las tasas de extinción anuales llegan a los millares de especies. ¿Cuál es la consecuencia de esta pérdida de especies en el funcionamiento de las comunidades de la Tierra y los ecosistemas? Esta pregunta forma parte de la vanguardia de la ecología de la conservación. En el corazón de la pregunta se encuentra la importancia de las interacciones entre especies en la estructura de la comunidad. ¿Generará la pérdida de especies de una comunidad un efecto dominó, que pueda resultar en la extinción de otras especies, o que incluso quizás pueda cambiar la naturaleza de ecosistemas completos y la capacidad de éstos para proporcionar servicios humanos esenciales? Dos modelos contradictorios han sido propuestos, que tratan estas cuestiones teniendo en cuenta la importancia de la diversidad biológica en las comunidades ecológicas.

En 1981, los ecólogos Paul y Anne Ehrlich, de la Universidad de Stanford, propusieron una hipótesis que luego fue conocida como el modelo de los remaches. Según la hipótesis de Ehrlich la diversidad de las especies dentro de una comunidad es análoga a los remaches de un avión, y cada especie juega un papel importante en el funcionamiento del sistema completo. La pérdida de un remache debilita al avión de una manera pequeña pero perceptible. Finalmente, el efecto combinado resulta en una pérdida brusca de integridad estructural y el avión se caerá.

Esta visión de la comunidad subraya la importancia de las interacciones entre especies. Incluso la pérdida de una única especie (como por ejemplo, un depredador clave) podría generar un efecto dominó a lo largo de toda la comunidad, con resultados devastadores.

Una década más tarde, el ecólogo Brian Walter de *Australia's Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation*, propuso una hipótesis contraria. Esta hipótesis, conocida como el modelo de la redundancia, afirma que la mayor parte de las especies son superfluas. En lugar de funcionar como remaches, las especies se parecen más a los pasajeros de un avión y sólo algunos pasajeros clave (especies clave) son necesarios para mantener el funcionamiento del sistema.

Según el modelo de Walter, las especies pueden ser clasificadas en grupos funcionales basados en el papel que cumplen dentro de la comunidad, de forma similar al concepto de gremios de especies. Las especies que se encuentran dentro de cualquier grupo funcional pueden ser catalogadas como especies redundantes. Esta visión de la estructura de la comunidad subraya la importancia de los grupos funcionales en el control de la estructura y la función de la comunidad más allá de las especies individuales. La única pérdida de cualquier especie dentro de un grupo funcional provocaría un efecto pequeño, si no nulo, en la comunidad. Es la pérdida de un grupo funcional la que generará un efecto dominó en la estructura de la comunidad. Si una especie depredadora se elimina de la comunidad, otra especie tomará su lugar. La pregunta clave se convierte en cuánta es la redundancia existente dentro de la comunidad.

Como suele suceder al oponer hipótesis en la ciencia, existen pruebas empíricas y experimentales que apoyan a ambos puntos de vista de la estructura de la comunidad. Existen pocas dudas de que algunas especies, a menudo dominantes, juegan un papel crucial en las comunidades y de que su eliminación generaría un efecto dramático tanto en la estructura como en el funcionamiento de la comunidad. Por otro lado, las comunidades no son como un «castillo de naipes» donde la eliminación de cualquier especie generará un efecto dominó y hará que el avión se caiga del cielo. La tarea crucial de los ecólogos radica en la determinación de dónde, de entre estos dos modelos contradictorios, reside la verdad y en llegar a la respuesta antes de que ésta resulte ser meramente académica. ●

1. Los científicos a menudo olvidan el poder de las palabras. ¿Cómo podría el uso del término *redundante* que describe una especie vegetal o animal, transmitir el sentido del *valor* que podría ser contraproducente para los esfuerzos de conservar la diversidad biológica?
2. ¿Cuáles de las dos hipótesis, «remaches» o «redundancia», describiría mejor los resultados de los experimentos llevados a cabo por el ecólogo Robert Plaine, descritos en el Apartado 17.3? ¿Por qué?

controlan la estructura de la comunidad en términos más generales. Por ejemplo, ¿cuál es el rol de los mamíferos depredadores en las comunidades de bosques boreales? De hecho, esta agrupación funcional de especies puede ser vista en la red trófica presentada en la Figura 17.3, en la cual las categorías (cajas) de plantas pequeñas, pastizales, roedores pequeños, insectos y aves paserinas representan grupos de especies funcionalmente similares.

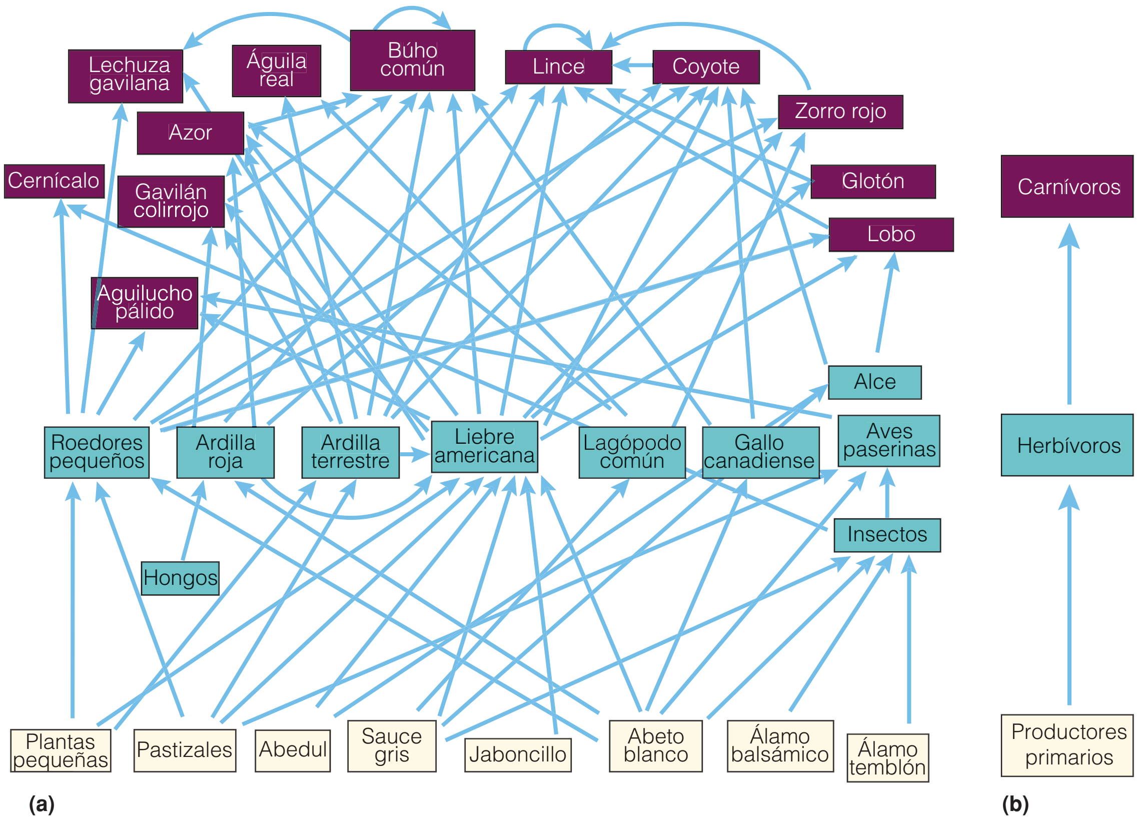

Lechuza gavilana
Águila real
Búho común
Lince
Coyote
Zorro rojo
Azor
Cernícalo
Gavilán colirrojo
Glotón
Lobo
Carnívoros
Aguilucho pálido
Alce
Roedores pequeños
Ardilla roja
Ardilla terrestre
Liebre americana
Lagópodo común
Gallo canadiense
Aves paserinas
Herbívoros
Insectos
Hongos
Plantas pequeñas
Pastizales
Abedul
Sauce gris
Jaboncillo
Abeto blanco
Álamo balsámico
Álamo temblón
Productores primarios
(a)
(b)

Figura 17.7 | **(a)** Agrupación en niveles tróficos (generalmente grupos de alimentación) de especies que forman la red trófica de bosques boreales Canadienses presentadas en la Figura 17.3. **(b)** Como en la red trófica, las flechas van desde la presa hacia el depredador.

Una forma de simplificación de las redes tróficas se realiza mediante la agrupación de especies en niveles tróficos como fue descrito en el Apartado 16.4. La red trófica representada en la Figura 17.3 ha sido agrupada en tres niveles tróficos: productores primarios, herbívoros y carnívoros (Figura 17.7). A pesar de que esta es una simplificación obvia, la utilización de este método permite que surjan cuestiones fundamentales relativas al proceso que controla la estructura de la comunidad.

Como en las redes tróficas, las flechas en una simple cadena trófica basada en niveles tróficos apuntan en la dirección del flujo de la energía; de los productores primarios a los herbívoros, y de los herbívoros a los carnívoros. La estructura de las cadenas tróficas sugiere que la población de cualquier nivel trófico dado se encuentra controlada (limitada) por la población del nivel trófico inferior. Esto se denomina **control por los recursos** (*bottom-up*). La población vegetal controla a la población herbívora, la que a su vez controla la diversidad y la densidad de la población carnívora. Sin embargo, como hemos visto de la discusión previa de depredación y redes tróficas, el **control por los depredadores** (*top-down*) puede también existir, cuando la población de depredadores puede controlar la diversidad de las especies presa.

El trabajo realizado por Mary Power y sus colegas en la Universidad de Oklahoma Biological Station sugiere que el rol de los depredadores superiores (carnívoros) en la estructura de la comunidad puede extenderse a niveles tróficos inferiores, lo que influye tanto a los productores primarios como a la población herbívora. Power y sus colegas demostraron que un depredador superior (la perca americana, *Micropterus salmoides*) generaba fuertes efectos indirectos que se sucedían a lo largo de la red trófica e influenciaban en la abundancia de algas bentónicas en las comunidades de arroyos de la región central de los Estados Unidos. En estas comunidades de arroyos, los peces pequeños herbáceos de agua dulce (principalmente la *Campostoma ananomalum*) se alimentan de algas y, a su vez, la perca americana (y dos especies de percasol) se alimentan de estos peces de agua dulce. En los períodos de marea baja se forman pozos de agua aislados de las corrientes. Como parte del experimento, la perca americana fue eliminada de algunos pozos y fue controlada la población de algas y de peces pequeños. Los pozos con percas poseían una baja población de peces y un crecimiento abundante de algas. Por el contrario, los pozos en los cuales se eliminaron las percas tuvieron una alta población de peces y baja población (biomasa) de algas. En este ejemplo, los depredadores superiores (carnívoros) demostraron controlar la abundancia de población vegetal (productores primarios) indirectamente a través de su control directo sobre los herbívoros.

Un artículo, hoy famoso, escrito por Nelson Hairston, Fred Smith y Larry Slobodkin introdujo por primera vez el concepto de control por los depredadores mediante la conocida frase «el mundo es verde». Estos tres ecólogos propusieron que el mundo es verde (acumulación de biomasa vegetal) porque los depredadores mantienen a la población de herbívoros en jaque. A pesar de que esta proposición se encuentra sustentada de alguna forma por los resultados de algunos experimentos como los realizados por Mary Power y sus colegas, la información experimental necesaria para poner a prueba esta hipótesis es extremadamente limitada, particularmente en los ecosistemas terrestres. Sin embargo, la proposición sigue causando un gran debate dentro del campo de la ecología de comunidades y volveremos a este tema en el Capítulo 20, en nuestra discusión de factores que controlan la productividad primaria.

17.5 | Las interacciones entre especies a lo largo de los gradientes ambientales son afectadas por la tolerancia al estrés y la competencia

Hemos visto que la estructura biológica de una comunidad en primer lugar está restringida por la tolerancia ambiental de las especies (nicho fundamental). Esta tolerancia es posteriormente modificada a través de las interacciones tanto directas como indirectas con otras especies (nicho efectivo). Los competidores y los depredadores pueden funcionar como limitadores de la presencia y abundancia de una especie dentro de una comunidad, mientras que los mutualistas pueden funcionar como facilitadores de las mismas. A medida que nos movemos a lo largo del paisaje, las variaciones en el ambiente físico alterarán la naturaleza de estas restricciones tanto en la distribución como en la abundancia de las especies. Las especies difieren en su rango de tolerancias ambientales y la naturaleza de las interacciones entre especies cambia según el contexto ambiental (véase el Apartado 13.8).

El estudio del Capítulo 6 de la adaptación de las plantas a las condiciones ambientales proporciona una perspectiva de cómo las habilidades competitivas de las especies de plantas pueden variar a lo largo de los gradientes ambientales de la disponibilidad de recursos. La adaptación de las plantas a las variaciones en la disponibilidad de luz (véase el Apartado 6.9), de agua (véase el Apartado 6.10) y de nutrientes (véase el Apartado 6.12), dan como resultado un patrón general de compromisos entre las características que permiten que una especie sobreviva y crezca bajo una baja disponibilidad de recursos y aquellas que permiten tasas altas de fotosíntesis y crecimiento bajo una alta disponibilidad de recursos (Figura 17.8a). El éxito competitivo en plantas a menudo se relaciona con la tasa de crecimiento y la adquisición de recursos (véase el Capítulo 13). Aquellas especies que poseen la mayor tasa de crecimiento y adquieren la mayor parte de los recursos en un punto dado del gradiente de recursos, poseen su ventaja competitiva en ese punto. Las diferencias de adaptación a la disponibilidad de recursos entre las especies reflejadas en la Figura 17.8a dan una ventaja competitiva para cada especie en un rango de condiciones de recursos. El resultado es un patrón de zonación a lo largo del gradiente (Figura 17.8b)

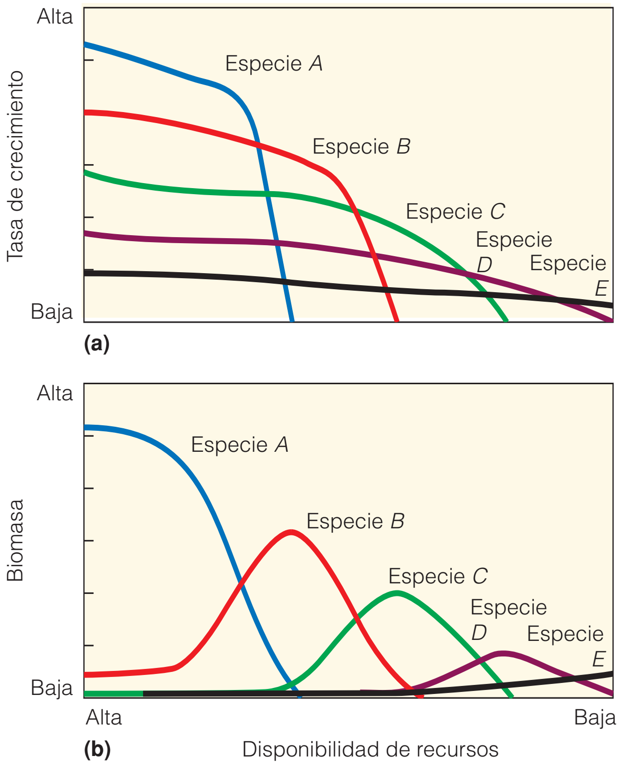


Figura 17.8 | **(a)** Patrón general de compromisos entre la capacidad de supervivencia y el crecimiento de unas especies en condiciones de baja disponibilidad de recursos y la tasa máxima de crecimiento obtenida en alta disponibilidad de recursos. Asumiendo que el competidor superior será la especie con la mayor tasa de crecimiento en cualquier punto del gradiente de recursos (eje *x*), la capacidad competitiva relativa de las especies varía con los cambios en la disponibilidad de recursos. **(b)** El resultado de la competencia será un patrón de zonación, en el cual los límites inferiores de las especies son el resultado de las diferencias en las tolerancias a la baja disponibilidad de recursos y los límites superiores se definen por medio de la competencia. (Adaptado de Smith y Huston 1989.)

que refleja las habilidades competitivas relativas cambiantes. La capacidad de cada especie para tolerar el estrés asociado con la limitación de recursos define su límite de recursos inferior. La competencia define el límite superior. Dicho compromiso en tolerancia y capacidad competitiva se puede apreciar en los ejemplos de competencia interespecífica y la distribución de especies de eneas en profundidades de agua presentados en la Figura 13.14 y en la distribución de especies de pastizales de las regiones semiáridas del Sudeste de Arizona presentada en la Figura 13.16. El compromiso entre la tolerancia y la capacidad competitiva también se ve reflejado en los patrones de zonación a lo largo de gradientes de humedad del suelo, en el informe presentado por el ecólogo de la vegetación Robert Whittaker (anteriormente de la Universidad de Cornell) para las menores altitudes de las Montañas Sisikiyou de Oregon y California (presentado en la Figura 17.9).

La competencia entre especies vegetales raramente afecta a un único recurso (véase el Apartado 13.7). Los experimentos de R. H. Groves y J. D. Williams que examinan la competencia entre la población del trébol subterráneo y la achicoria dulce (véase el Apartado 13.7 y la Figura 13.6) demuestran claramente que existe una interacción entre la competencia tanto para recursos aéreos (luz) como subterráneos (agua y nutrientes). Las diferencias en la adaptación relacionada con la adquisición de estos recursos cuando se encuentran en bajas cantidades pueden dar patrones cambiantes de capacidad competitiva a lo largo de gradientes en los cuales estas dos clases de recursos varían. Asignar más carbono para la producción de hojas y tallos proporciona un mayor acceso al recurso de la luz, excepto cuando el gasto de la asignación de carbono va para la producción de raíces. De la misma forma, asignar más carbono a la producción de la raíz aumenta el acceso al agua y a los nutrientes del suelo, pero limita la producción de hojas y, por lo tanto, la tasa de ganancia de carbono en la fotosíntesis. A medida que la disponibilidad de agua (o nutrientes) aumenta a lo largo del gradiente (como en la Figura 17.9), la ventaja competitiva varía desde aquellas especies adaptadas a la baja disponibilidad de agua (alta producción de raíces) hacia aquellas especies que asignaron una mayor parte del carbono a la producción de hojas y al aumento de altura pero que requieren una mayor disponibilidad de agua para sobrevivir (Figura 17.10).

Este marco de compromisos en las características de las especies relacionado con la tolerancia y la capacidad competitiva a lo largo del gradiente de recursos proporciona una poderosa herramienta para la comprensión de la estructura de la comunidad vegetal. Sin embargo, la interpretación puede complicarse al tratar con gradientes ambientales y comunidades en las cuales existen interacciones entre recursos y factores independientes de los recursos (véase el Apartado 13.5).

La naturaleza compleja de la competencia a lo largo de una gradiente ambiental que afecta tanto a factores de recursos como a factores independientes de los recursos

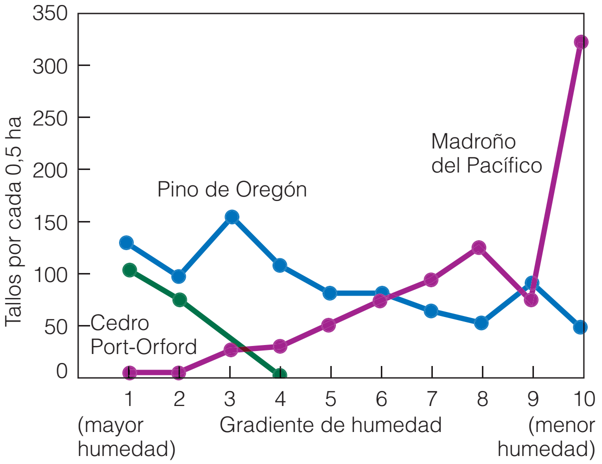


Figura 17.9 | La distribución de especies de árboles a lo largo de un gradiente de humedad del suelo en altitudes bajas en la zona central de las Montañas Siskiyou de Oregón y California. La información proviene de 50 sitios muestreados en altitudes de entre 610m y 915m. La distribución de las especies refleja diferencias en la capacidad competitiva en el extremo del gradiente que indica la mayor humedad, y la capacidad para tolerar condiciones de baja humedad en el extremo del gradiente que indica la menor humedad. (Adaptado de Whittaker 1960.)

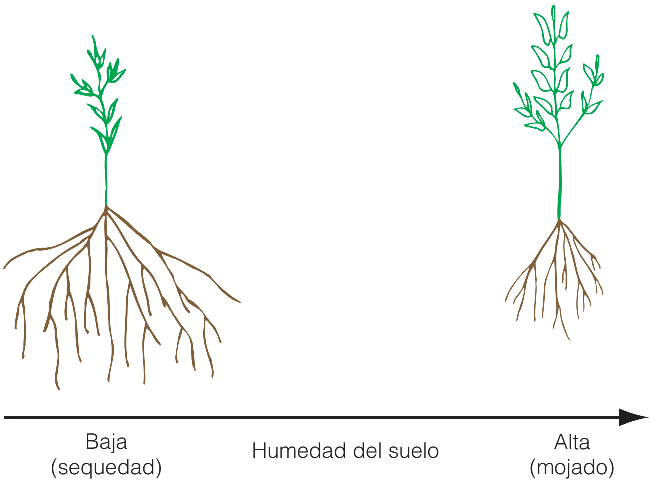


Figura 17.10 | Tendencias generales en las adaptaciones (características) de las plantas cuyo fin es aumentar la eficiencia a lo largo de un gradiente de humedad del suelo. Si la humedad es reducida, la distribución de la producción de raíces a expensas de la producción de hojas ayuda a adquirir agua y reducir la transpiración, lo que le permite sobrevivir a la planta (tolerancia). A medida que la disponibilidad de agua aumenta, el incremento general en el crecimiento de la planta resulta en una competencia por la luz a medida que algunos individuos crecen por encima de otros. Una variación en la distribución de crecimiento de altura (tallos) y la producción de hojas aumenta la capacidad competitiva de la planta.

se encuentra muy bien ilustrada en el patrón de zonación vegetal en comunidades de las marismas a lo largo de la costa de Nueva Inglaterra (véase la Figura 13.10). Nancy Emery y sus colegas en la Universidad de Brown realizaron un número de experimentos de campo para identificar los factores responsables de los patrones de distribución de las especies en estas comunidades costeras. Los experimentos incluyeron la adición de nutrientes, la eliminación de plantas vecinas y la realización de transplantes recíprocos (p. ej. la plantación de especies en áreas en las que no se encuentran naturalmente a lo largo de la gradiente). Los resultados de los experimentos indican que los patrones de zonación son una interacción entre las capacidades competitivas de las especies para la obtención de nutrientes y la capacidad de las especies vegetales de tolerar un estrés físico en aumento. La marisma baja se encuentra dominada por *Spartina alterniflora* (cordelera de las marismas), un pastizal perenne con extensos rizomas. El límite superior de *S. alterniflora* limita con *Spartina patens* (heno de las marismas), un pastizal perenne, que es reemplazado en las mayores elevaciones de la marisma por el *Juncus gerardi* (junco negro), un pastizal denso (Figura 17.11). A pesar de que en los puntos bajos de la marisma se experimentan inundaciones diarias en las mareas, las zonas en las que se encuentran *S. patens* y *J. gerardi* se inundan sólo durante los ciclos de marea alta (véase el Capítulo 4). Estas diferencias en la frecuencia y duración de la inundación establecen un gradiente espacial de aumento de salinidad, inundaciones, y niveles de oxígeno reducidos a lo largo de la marisma (véase la Figura 17.11). Los individuos de *S. patens* y el *J. gerardi* que fueron transplantados hacia puntos inferiores de la marisma mostraron un crecimiento atrofiado y una mayor mortalidad. Así, la menor distribución de cada especie se determina por su tolerancia fisiológica al estrés físico impuesto por la inundación mareal (su nicho fundamental). En contraste, los individuos de *S. alterniflora* y *S. patens* exhibieron un mayor crecimiento al ser transplantados hacia puntos más elevados de la marisma en donde las plantas vecinas fueron eliminadas. Fueron excluidas, por competencia, de estos puntos elevados de la marisma

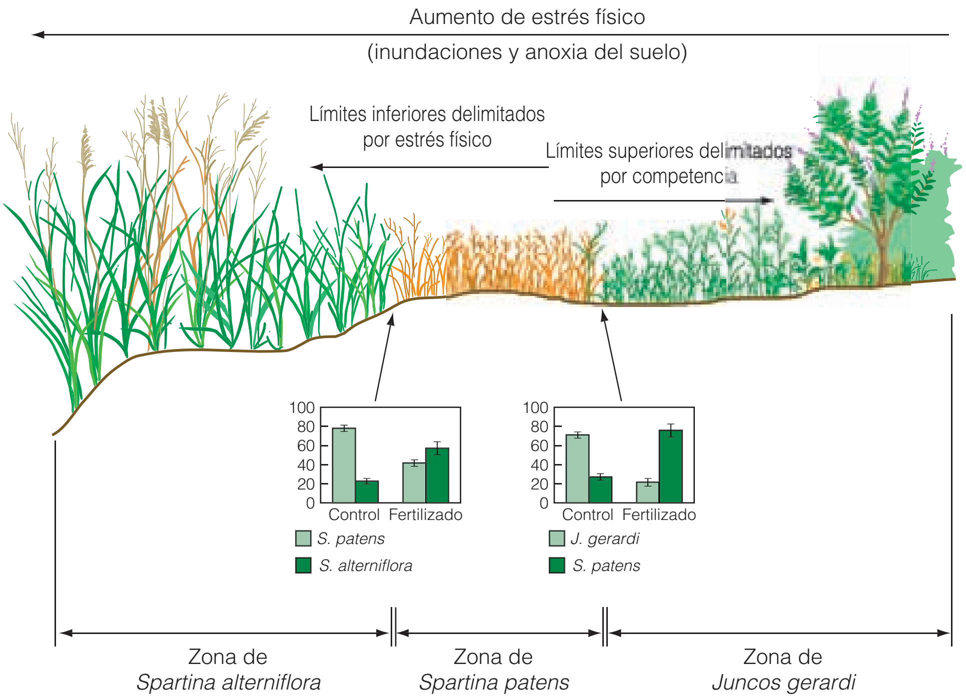


Figura 17.11 | Patrones de zonación de plantas y estrés físico a lo largo de un gradiente de elevación en una marisma sometida a mareas. Aunque los puntos inferiores de la marisma experimentan inundaciones diarias por las mareas, las zonas elevadas únicamente se inundan durante los ciclos de marea alta. Los niveles más altos de agua de los puntos inferiores de la marisma dan menores niveles de oxígeno en los sedimentos y salinidades más elevadas. El límite inferior (elevación) de cada especie se encuentra determinado por su tolerancia al estrés físico y los límites superiores son limitados por la competencia. Los diagramas de barras indican las variaciones en el porcentaje cubierto por las dos especies adyacentes dentro de las zonas delimitadas bajo condiciones normales (control) y cuando se agregó fertilizante para aumentar la disponibilidad de nutrientes. Fíjese en que el incremento en la disponibilidad de nutrientes produjo que el competidor subordinado bajo condiciones ambiente (control) se convirtiera en el dominante (competidor superior). (Adaptado de Emery et al. 2001.)

cuando se encontraban presentes plantas vecinas (no eliminadas). Estos resultados indican que la distribución superior de cada especie en la marisma fue limitada por la competencia.

A primera vista, este ejemplo podría parecer un caso claro de los compromisos entre adaptaciones para la tolerancia al estrés y la habilidad competitiva (elevada tasa de crecimiento y uso de recursos) como se sugiere en la Figura 17.8. Sin embargo, no fue así. La adición experimental de nutrientes a la marisma cambió el resultado de la competición pero no en la forma que se esperaba. La adición de nutrientes revirtió por completo la capacidad competitiva de las especies, lo que permitió a *S. alterniflora* y *S. patens* desviar sus distribuciones hacia posiciones de la marisma más elevadas (véase la Figura 17.11).

J. gerardi, la especie dominante bajo condiciones de nutrientes ambientales (bajas), asignó más carbono a la biomasa de las raíces que cualquiera de las especies de *Spartina*. Esto permitió que *Juncus* fuera el competidor superior bajo condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, pero limita su capacidad de tolerar los mayores niveles de agua de los puntos bajos de la marisma. En contraste, *S. alterniflora* asignó una mayor proporción de carbono a tejidos aéreos lo que produjo tallos y hojas más altas, una ventaja en los altos niveles de agua de los puntos inferiores de la marisma. El compromiso entre la asignación hacia tejidos que se encuentran por encima y por debajo de la tierra tiene como resultado la jerarquía competitiva y, por lo tanto, los patrones de zonación observados bajo condiciones ambientales. Cuando los nutrientes no se encuentran limitados (experimentos de adición de nutrientes), la competencia por la luz dicta el resultado competitivo entre la vegetación de la marisma. La mayor asignación de carbono al crecimiento en altura llevado a cabo por las especies de *Spartina* aumentó su capacidad competitiva en los puntos más elevados de la marisma.

En las comunidades vegetales de la marisma, un compromiso entre la capacidad competitiva bajo la tierra y la capacidad de tolerar el estrés asociado con los bajos niveles de oxígeno y los altos niveles de salinidad de los puntos inferiores de la marisma fijarían los patrones de zonación a lo largo del paisaje de la marisma. En este ambiente, el gradiente de estrés no se corresponde al gradiente de recursos como en la Figura 17.8, lo que permite que las características de la tolerancia al estrés mejoren la capacidad competitiva en altas disponibilidades de recursos.

La variación espacial tanto en factores dependientes como independientes de los recursos que influyen directamente en los procesos fisiológicos da lugar a patrones de zonación tanto en comunidades terrestres como acuáticas. Los patrones de temperatura y humedad que resultan de las variaciones regionales del clima (véase el Capítulo 3) son los mayores determinantes de patrones globales y regionales de la distribución de la vegetación y forman la base de la mayor parte de los sistemas de clasificación vegetal (véase el Capítulo 23). A escala local, el clima interactúa con el suelo y la topografía e influye en los patrones de temperatura y humedad del suelo (véase el Apartado 5.8). La geología subyacente de un área interactúa con el clima e influye en las características del suelo como la textura. A su vez, la textura produce un efecto directo en la capacidad de retención de humedad del suelo, la capacidad de intercambio catiónico y saturación de bases (véase el Apartado 5.9), lo que influye en la humedad y el ambiente nutricional de los vegetales. En los ambientes acuáticos, la profundidad del agua, la tasa de flujo y la salinidad son los gradientes ambientales más importantes que influyen directamente en la distribución y la dinámica de las comunidades (véase el Capítulo 24).

17.6 | La heterogeneidad ambiental influye en la diversidad de las comunidades

Como ya hemos visto, la estructura biológica (composición de especies) de una comunidad refleja tanto la capacidad de las especies componentes para sobrevivir y desarrollarse en las condiciones ambientales que prevalecen como sus interacciones (directas e indirectas). Además, a medida que las condiciones ambientales se modifican de una ubicación a otra, lo harán también el conjunto de especies que pueden potencialmente ocupar el área, además de la naturaleza de sus interacciones. Este esquema nos ha proporcionado la comprensión de por qué la estructura biológica de una comunidad se modifica, a medida que nos movemos en el paisaje desde la cima hasta el valle o desde la línea de la costa hasta aguas abiertas de un lago o una laguna. Sin embargo, las condiciones ambientales no son homogéneas dentro de una comunidad determinada. Por ejemplo, el ecólogo Philip Robertson y sus colaboradores cuantificaron la variación espacial del nitrógeno y la humedad del suelo en un campo agrícola abandonado, en el Sudeste de Michigan. El lugar, que alguna vez había sido utilizado para la agricultura, fue abandonado a finales de la década de los 20 y desde entonces se ha convertido en una comunidad madura compuesta por una variedad de especies de matorrales, hierbas y arbustos. El muestreo detallado de una parcela de 0,5 hectáreas dentro de la comunidad reveló una considerable variación espacial tanto en la humedad como en el nitrato del suelo en esta escala espacial, con valores que variaban más que un orden de magnitud (Figura 17.12). Estudios similares al de Robertson y sus colaboradores han demostrado patrones comparables de variación ambiental a escala fina dentro de las comunidades boscosas, intermareales y bénticas.

Pero, ¿de qué manera la heterogeneidad ambiental dentro de una comunidad influye en los patrones de diversidad? ¿Las variaciones en las condiciones ambientales se

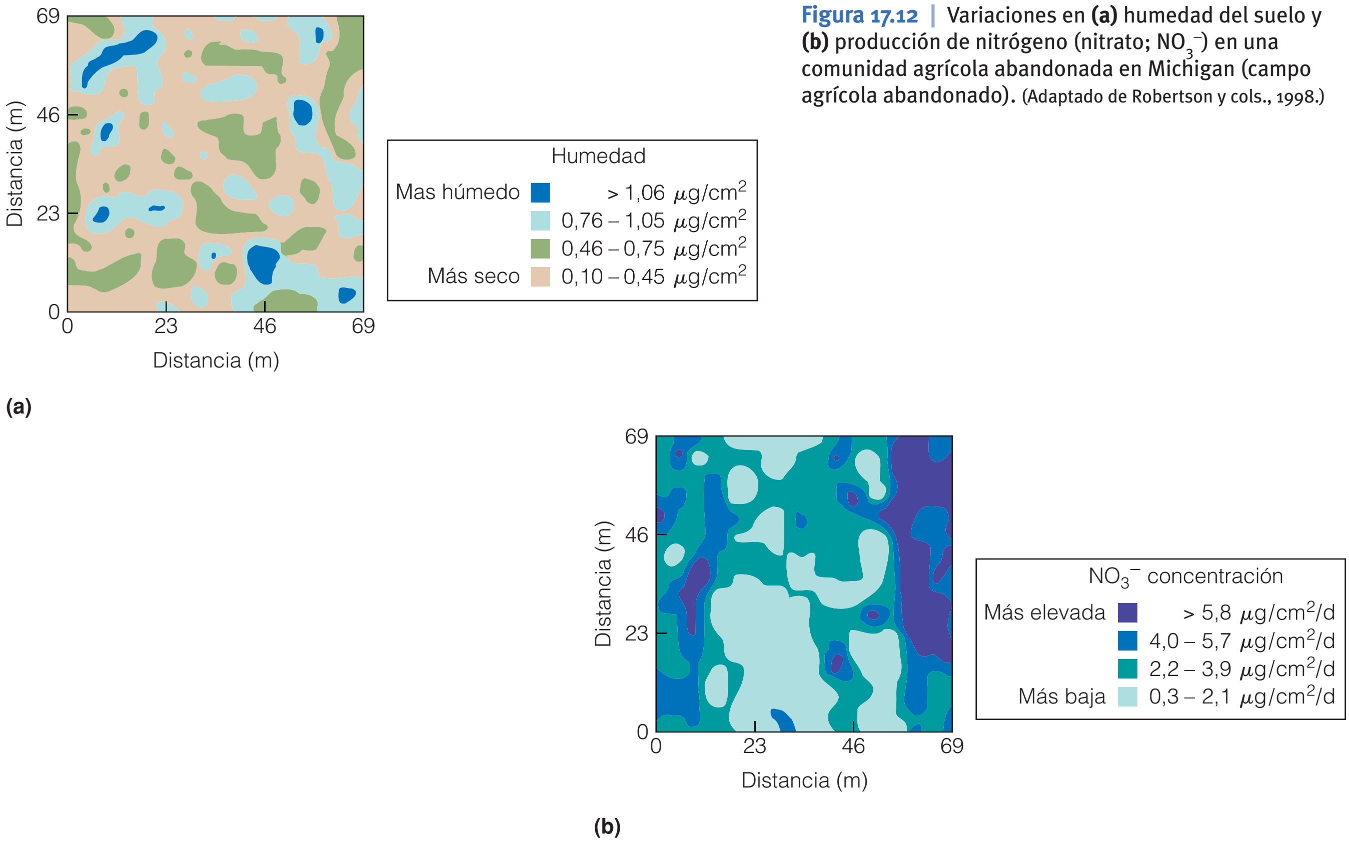


Figura 17.12 | Variaciones en **(a)** humedad del suelo y **(b)** producción de nitrógeno (nitrato; NO_3^-) en una comunidad agrícola abandonada en Michigan (campo agrícola abandonado). (Adaptado de Robertson y cols., 1998.)

traducen en la capacidad de una zona para tolerar más especies? Algunos ejemplos que ya hemos estudiado en capítulos anteriores proporcionan una respuesta a esta cuestión dentro de las comunidades vegetales. Se ha demostrado que la heterogeneidad en el ambiente luminoso de un suelo boscoso producido por la muerte de los árboles grandes (formación de espacios) ha incrementado la diversidad de las especies de árboles en los ecosistemas boscosos. El incremento en la luz disponible en los espacios que han dejado las copas, permite la supervivencia y el crecimiento de las especies intolerantes a la sombra (véase en el Apartado 6.9 la Figura 6.14), las que de otro modo habrían estado excluidas de la comunidad. Asimismo, la heterogeneidad en el ambiente del suelo de las comunidades de las praderas causadas por las excavaciones de los mamíferos pequeños da como resultado variaciones a pequeña escala en la composición de las especies vegetales (véase Perfil de investigadores: Katherine N. Suding en el Capítulo 13).

Uno de los mejores ejemplos de la influencia de la heterogeneidad ambiental proviene de la relación entre la estructura de la vegetación y la diversidad de las especies de aves. Las características estructurales de la vegetación que influyen para que un hábitat sea el adecuado (véase el Apartado 8.12) para una especie de aves determinada, se relaciona con una variedad de necesidades específicas, tales como alimento, protección y lugares para anidar. Debido a que estas necesidades varían entre las diferentes especies, la estructura de la vegetación tiene una marcada influencia en la diversidad de la vida de las aves dentro de la comunidad. El incremento de la estructura vertical significa más recursos y espacio vital, además de una mayor diversidad de hábitats (véase el Apartado 16.6, Figura 16.6). Las praderas, con sus dos estratos, albergan seis o siete especies de pájaros, todos los que anidan en el suelo. El bosque caducifolio del Este de Norteamérica puede albergar 30 o más especies que ocupan diferentes estratos. La tángara escarlata (*Piranga olivacea*) y el pibí oriental *(Contopus virens)* ocupan el área de las copas; el chipe encapuchado (*Wilsonia citrina*) es una especie que habita los arbustos de los bosques; y el chipe suelero *(Seiurus aurocapillus)* busca su alimento y anida en el suelo del bosque.

Robert MacArthur, ya fallecido, de la Universidad de Princeton, fue el primer ecólogo que cuantificó la relación entre la heterogeneidad estructural de la vegetación y la diversidad de las especies animales que dependen de la vegetación como hábitat. Midió la diversidad de las especies de aves y la heterogeneidad estructural de la vegetación en 13 comunidades en el Nordeste de los Estados Unidos. Las comunidades estaban representadas por una variedad de estructuras, desde la pradera hasta el bosque caducifolio.

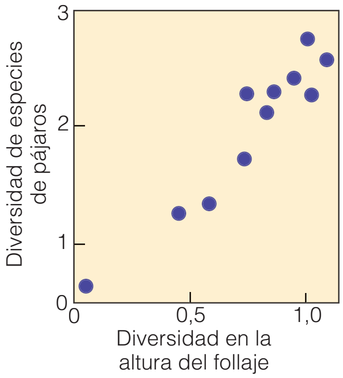


Figura 17.13 | Relación entre la diversidad en las especies de aves y la diversidad en la altura del follaje en las comunidades de los bosques caducifolios en la zona Este de Norteamérica. La diversidad de la altura del follaje es una medida de la estructura vertical del bosque. Cuanto mayor es el número de capas verticales de vegetación, mayor será la diversidad de especies de pájaros presentes en el bosque. (Adaptado de MacArthur y MacArthur, 1961).

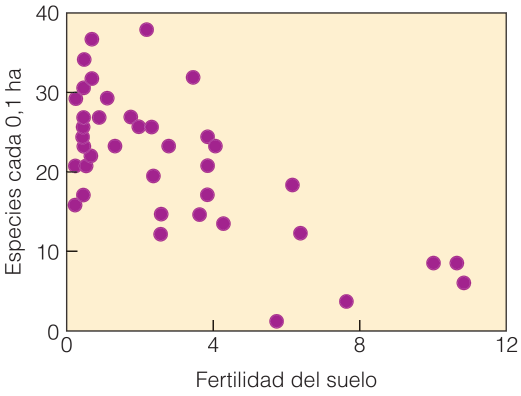


Figura 17.14 | Relación entre la riqueza de especies de árboles (especies cada 0,1 ha) y un índice simple de fertilidad del suelo en 46 comunidades boscosas en Costa Rica. El índice de fertilidad es la suma de los valores en porcentajes de fósforo, potasio y calcio obtenidos dividiendo el valor de cada nutriente por el valor medio de ese nutriente para los 46 sitios. (Adaptado de Huston, 1980.)

La diversidad de las especies de aves en cada comunidad se midió utilizando un índice de diversidad de especies (véase el Apartado 16.1). Para cuantificar la heterogeneidad estructural de la vegetación, Mac Arthur desarrolló un índice de diversidad de la altura del follaje. El valor del índice se incrementaba con el número de capas verticales (y, por lo tanto, la altura máxima de la vegetación), así como la abundancia relativa de la vegetación (biomasa) dentro de las capas verticales. Al comparar los dos índices, MacArthur halló una fuerte relación entre la diversidad de las especies de aves y el índice de la diversidad de la altura del follaje para las diferentes comunidades (Figura 17.13). Desde la publicación de este trabajo precursor realizado por MacArthur a comienzos de la década de los 60, se ha informado de similares relaciones entre la diversidad estructural de los hábitats y la diversidad de las especies animales dentro de una comunidad, para una amplia variedad de grupos taxonómicos tanto en ambientes terrestres como acuáticos.

17.7 | La disponibilidad de recursos puede influir en la diversidad vegetal dentro de una comunidad

En el Capítulo 6 (Apartado 6.12) hemos analizado el papel de la disponibilidad de los nutrientes en los procesos vegetales. En general, el incremento de la disponibilidad de nutrientes puede sustentar niveles mayores de fotosíntesis, desarrollo vegetal y una mayor densidad de plantas por cada área. Podría parecer de algún modo extraño, por lo tanto, que una variedad de estudios hayan demostrado una relación inversa entre la disponibilidad de nutrientes y la diversidad de plantas en las comunidades.

Michael Huston, un ecólogo del *Oak Ridge National Laboratory* en Tennessee, analizó la relación entre la disponibilidad de nutrientes y la riqueza de las especies en 46 selvas tropicales en Costa Rica. Huston halló una relación inversa entre la riqueza de especies y un índice compuesto de la fertilidad del suelo (Figura 17.14). Las comunidades de los bosques tropicales en suelos con menor disponibilidad de nutrientes podían albergar un gran número de especies de árboles (riqueza de especies) que las comunidades con suelos más fértiles. Huston elaboró la hipótesis de que la relación inversa es el resultado de un desplazamiento competitivo reducido bajo una baja disponibilidad de nutrientes. La baja disponibilidad de nutrientes reduce el ritmo del desarrollo y puede mantener una menor densidad y biomasa de vegetación. Las especies que podrían dominar bajo una elevada disponibilidad de nutrientes no pueden realizar todo su potencial de crecimiento y biomasa y como resultado no pueden desplazar a las especies de desarrollo más lento y menos competitivas.

Una amplia variedad de experimentos de campo y de laboratorio han sostenido la hipótesis elaborada por Huston. En una serie de experimentos de competencia bajo condiciones de invernadero controladas, Bazzar y Harper hallaron que dos especies vegetales herbáceas, la mostaza blanca (*Sinapsis alba*) y el mastuerzo (*Lepidium sativum*), coexistían en un suelo menos fértil, mientas que *Lepidium* fue llevada hasta la extinción por *Sinapsis* bajo condiciones de alta fertilidad del suelo.

El experimento de *Park Grass* comenzó a desarrollarse en el *Rothamsted Esperimental Station,* en Gran Bretaña, en 1859, para examinar los efectos de los fertilizantes en el rendimiento y la calidad del heno en las praderas que eran permanentemente mantenidas. Este experimento se ha continuado durante más de 140 años. Comenzando con una mezcla uniforme de hierbas y otras especies herbáceas, se han aplicado varios tipos, cantidades y programas de fer-

Perfil de investigadores | Sally D. Hacker

Departamento de Zoología
Universidad del Estado de Oregon, Corvallis, Oregon

Las comunidades vegetales de las marismas son ideales para examinar las fuerzas que estructuran las comunidades naturales. Están dominadas fundamentalmente por un pequeño número de especies vegetales que forman diferentes patrones de zonación (véase la Figura 16.8). La distribución hacia el mar de las especies vegetales de las marismas se establece debido a sus condiciones físicas tales como los suelos anegados y su elevada salinidad, mientras que los límites terrestres generalmente se establecen gracias a interacciones competitivas (véase la Figura 13.10). Aunque las plantas de las marismas también tienen fuertes efectos paliativos en estas condiciones físicas adversas.

La sombra que producen las plantas de las marismas limita la evaporación de la superficie y la acumulación de sales en el suelo. Además, el transporte de oxígeno desde la zona de las raíces (rizosfera) por la vegetación de las marismas puede aliviar las condiciones anaeróbicas del sustrato. ¿De qué modo pueden estos efectos modificadores de las plantas de las marismas sobre el ambiente físico influir en la estructura de las comunidades de las marismas? Este ha sido un tema fundamental en la investigación de la ecóloga Sally Hacker, de la Universidad del Estado de Oregon.

Para examinar el papel que cumplen las interacciones entre las plantas y el ambiente físico en la zonación vegetal de las marismas, Hacker se centró en los límites terrestres de las marismas de Nueva Inglaterra. En la zona Sur de Nueva Inglaterra, los límites de las marismas terrestres (véase la Figura 13.10) están dominados por el matorral perenne de *Iva frutescens* (saúco del marjal) mezclado con *Juncus gerardi* (junco negro) perenne, que también domina las menores altitudes de la marisma. El límite que se dirige hacia el mar de *Iva* se caracteriza por una baja densidad de plantas adultas atrofiadas (35-50 cm), mientras que en las altitudes mayores, *Iva* es más alto (hasta 150 cm), más productivo y alcanza una mayor densidad.

Algunos estudios anteriores han demostrado que *Iva* es relativamente intolerante a la salinidad elevada y a las condiciones de anegación de los suelos. Dado el papel potencial de la vegetación de las marismas para modificar el ambiente local, Hacker sugirió la hipótesis de que los efectos modificadores de *Juncus* en el ambiente del suelo funcionan extendiendo la distribución de *Iva* en dirección al mar. Para probar esta hipótesis, Hacker y su colaborador Mark Bertness de la Universidad de Brown aplicaron uno de tres tratamientos para seleccionar de forma aleatoria varios matorrales adultos de *Iva* en el límite hacia el mar de la zona del *Iva*. Los tres tratamientos fueron diseñados para examinar los efectos de los vecinos de *Juncus* en *Iva* adultos ya establecidos: (1) todos los *Juncus* en un radio de 0,5 m alrededor de cada *Iva* fueron cortados a nivel del suelo (eliminación del vecino, o EV), (2) todos los *Juncus* fueron cortados (como en RV) y luego el suelo fue cubierto con un tejido permeable al agua (eliminación del vecino sombreados o EVS) y (3) grupo de control. El uso de la tela en el tratamiento EVS imita los efectos de la sombra que proyecta *Juncus* en la salinidad del suelo sin los efectos de transporte de oxígeno hacia la rizosfera que ocasiona *Juncus* (incremento de oxígeno en el suelo).

Las condiciones físicas del suelo (salinidad del suelo y redox, una medida del contenido de oxígeno en el suelo) y el rendimiento (nivel de fotosíntesis y producción de hojas) se registró en todos los tratamientos durante un período de 2 años.

La eliminación de *Juncus* en las inmediaciones de los matorrales de *Iva* afecta en gran medida las condiciones físicas locales (Figura 1). Esta situación produjo más del doble de salinidad en el suelo, en contraste con otros tratamientos y condujo a una caída en la magnitud del redox del suelo, indicando que la presencia de *Juncus* funciona incrementando los niveles de oxígeno del suelo. Como las parcelas con sombra sin *Juncus* (tratamiento EVS) evitaban el aumento de salinidad, pero no influían en el redox del suelo, los tratamientos EV y EVS separaron los efectos causados tanto por la barrera salina y la oxidación del suelo y aquellos causados sólo por la oxidación del suelo.

Tanto el nivel de fotosíntesis como la producción de hojas de los individuos de *Iva* en el tratamiento donde los vecinos *Juncus* fueron eliminados (EV) disminuyó significativamente

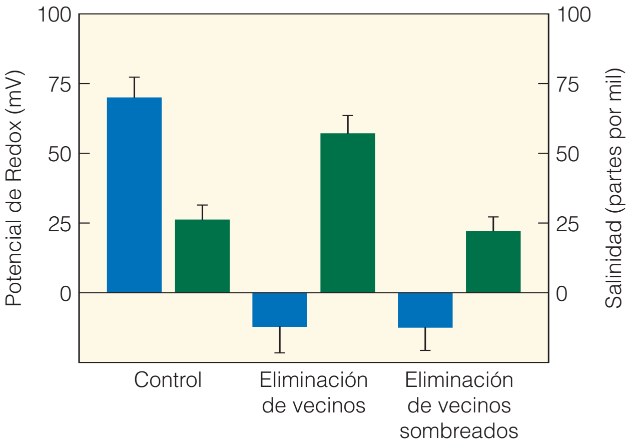


Figura 1 | Potencial de redox (azul) y salinidad de la superficie (verde) del suelo en el tratamiento de manipulación de vecinos de *Iva frutescens*. Los datos representan la media (± error estándar) de mediciones mensuales (junio-septiembre) durante 1991-1992. (Adaptado de Bertness y Hacker, 1994).

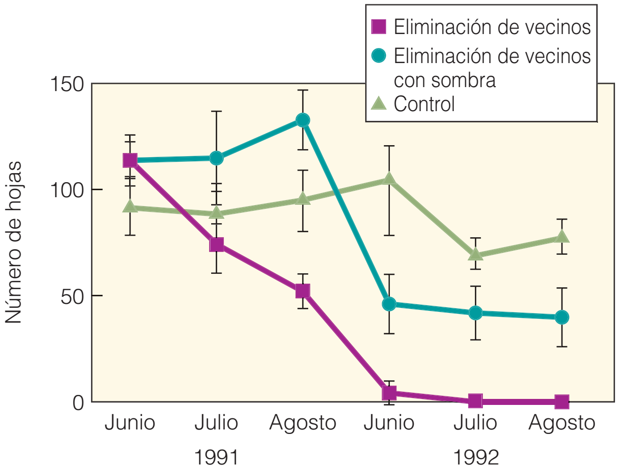


Figura 2 | Número total de hojas de *Iva frutescens* adulto bajo condiciones de manipulación experimental, con y sin vecinos. Todos los datos representan la media (± error estándar).

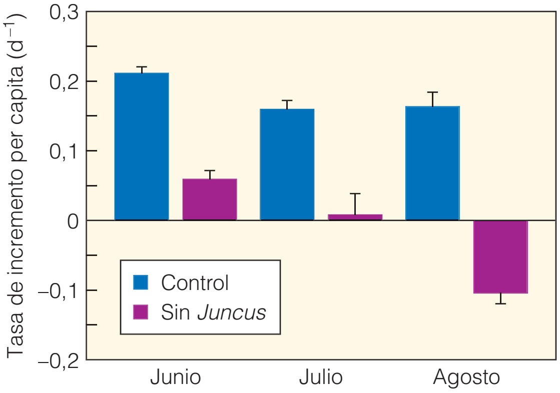


Figura 3 | Tasa de incremento de la población per capita para el período junio-agosto (1993) para los grupos de control y sin *Juncus* (eliminación de vecinos)

en comparación con los tratamientos de eliminación de los vecinos sombreados (EVS) o el grupo control (C) (Figura 2). Catorce meses después de establecerse los tratamientos experimentales, todos los individuos de *Iva* del tratamiento EV habían muerto. Estos resultados demuestran que la salinidad del suelo es el primer factor que ejerce influencia en la actuación de *Iva* a lo largo del gradiente, y que la presencia de *Juncus*, con su capacidad superior para resistir el estrés a la anegación y a la sal, modifica las condiciones físicas de tal modo que crea un ambiente acogedor para *Iva,* y le permite a las especies extender su distribución hacia habitas intermareales más bajos.

La interacción *Iva*-*Juncus* tiene consecuencias interesantes para los niveles tróficos superiores en las marismas. Los insectos más comunes que viven en *Iva* son los pulgones (*Uroleucon ambroisae*) y sus depredadores, la mariquita (*Hippodamia convergens* y *Adalia bipunctata*).

De manera interesante, los pulgones son más abundantes en individuos cortos de *Iva* y que han detenido su desarrollo de la zona intermareal más baja, a pesar de tener un índice de desarrollo mucho mayor en los matorrales de *Iva* más altos que crecen en la zona intermareal superior. Este ritmo de desarrollo reducido se debe a que las mariquitas prefieren las estructuras altas y el aumento en la depredación de las plantas altas restringe los pulgones a las plantas de *Iva* de peor calidad en las marismas. Estos hallazgos dieron lugar a que los investigadores formularan la hipótesis que postula que la interacción *Iva*-*Juncus* es fundamental para el mantenimiento de las poblaciones de pulgones en la marisma.

Para investigar esta hipótesis, Hacker examinó la abundancia de pulgones y mariquitas en los individuos *Iva* con (tratamiento C) y sin vecinos *Juncus* (tratamiento EV). Para determinar de qué modo el nivel de crecimiento de la población de pulgones se veía afectada por la ausencia de *Juncus*, Hacker calculó el nivel de crecimiento de la población de pulgones como un porcentaje de incremento per capita por día.

El porcentaje total de plantas con pulgones y mariquitas depredadoras fue significativamente mayor para las plantas *Iva* sin *Juncus* (EV) que para las plantas del grupo de control (C). Este resultado indica que los *Juncus* vecinos influyen en *Iva* atrofiadas al hacerlas menos perceptibles para los pulgones que las colonizan así como para sus depredadores. Aunque al retirar a los individuos *Juncus* vecinos se aumentó la proporción de individuos *Iva* colonizados por pulgones, el ritmo de desarrollo para las poblaciones de pulgones fue menor en *Iva* atrofiadas sin *Juncus* (EV) que en los individuos del grupo control (C) (Figura 3). Aunque los pulgones son mejores para hallar plantas hospedadoras *Iva* atrofiadas cuando se retiran los individuos *Juncus*, hacia finales de verano (agosto), el nivel de crecimiento de la población fue negativo en los individuos *Iva* sin vecinos, lo que indica que la calidad del alimento de las plantas *Iva* hospedadoras disminuye de tal modo que los pulgones no pueden producir la cantidad suficiente de descendientes como para reponerse.●

Bibliografía

Bertness, M. D., y S. D. Hacker. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *The American Naturalist* 144:363-72.

Hacker, S. D., y M. D. Bertness. 1996. Trophic consequences of a positive plant interaction. *The American Naturalist* 148:559-75.

1. ¿De qué modo los resultados presentados en las Figuras 1 y 2 indican que la salinidad es el factor que limita la distribución hacia el mar de *Iva* en la marisma?
2. ¿De qué modo actúa la presencia de *Juncus* para mantener las poblaciones de pulgones en la marisma?

tilización en parcelas experimentales dentro del campo. Los cambios en la composición de las especies comenzaron al segundo año y se incrementaron a través del tiempo hasta que se logró una estructura de la comunidad relativamente estable. Las parcelas no fertilizadas son las únicas que mantuvieron la diversidad original de las especies que se habían plantado. En todos los casos, el número de especies fue reducido por la fertilización, y las parcelas más fertilizadas fueron dominadas sólo por algunas pocas especies de hierbas. Resultados casi idénticos a los del experimento de *Park Grass* se han obtenido en otros experimentos de fertilización, tanto en comunidades agrícolas como en praderas naturales.

Tanto los experimentos en invernadero como los de campo dejaron pocas dudas de que las modificaciones en la disponibilidad de los nutrientes pueden alterar en gran medida la composición y la estructura de las especies vegetales en las comunidades. En todos los estudios experimentales hasta la fecha, la consecuencia de la creciente disponibilidad de nutrientes ha sido la disminución de la diversidad. Pero ¿cuál es el proceso que causa esta disminución en la diversidad, permitiendo a algunas especies vegetales desplazar a otras bajo condiciones de alta disponibilidad de nutrientes? En una serie de experimentos de campo, el ecólogo James Cahil, de la Universidad de Alberta (Canadá) examinó de qué modo la naturaleza de la competencia en las comunidades de la pradera cambia a lo largo del gradiente de disponibilidad de los nutrientes. Los experimentos revelaron una modificación en la importancia de la competencia subterránea y aérea, y la naturaleza de su interacción bajo los variantes niveles de disponibilidad de nutrientes. El trabajo de Cahill indica que las competencias para los recursos subterráneos y para los aéreos difieren de un modo muy importante. La competencia para los recursos subterráneos es de *simétrica por el tamaño*, debido a que la absorción de nutrientes es proporcional al tamaño del sistema de raíces de las plantas. La competencia simétrica se produce cuando los individuos compiten en proporción a su tamaño, con plantas grandes que causan una gran disminución en el desarrollo de plantas más pequeñas y plantas pequeñas que causan una pequeña (pero proporcional a su tamaño) disminución en el desarrollo de plantas más grandes. Por el contrario, la competencia por la luz (aéreas) es generalmente unilateral o *asimétrica por el tamaño*, con plantas más grandes que tienen una ventaja desproporcionada en la competencia por la luz y producen sombra sobre las más pequeñas, lo que resulta en diferencias iniciales de tamaño que se acrecientan con el tiempo. Todo factor que reduzca el ritmo de desarrollo inicial de una planta inicia un circuito de retroalimentación que disminuye la probabilidad de que la planta obtenga una posición dominante en la jerarquía de tamaño en desarrollo.

Bajo condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, el ritmo de desarrollo, el tamaño y la densidad de las plantas es bajo para todas las especies. La competencia es principalmente subterránea, y, por lo tanto, es simétrica. El desplazamiento competitivo es bajo y la diversidad se mantiene. A medida que la disponibilidad de nutrientes aumenta, el ritmo de desarrollo, el tamaño y la densidad aumentan. Las especies que pueden mantener un alto nivel de fotosíntesis y desarrollo muestran un aumento desproporcionado en el tamaño. A medida que las especies de desarrollo más rápido superan a las otras, creando una disparidad en la disponibilidad de la luz, la competencia se hace fuertemente asimétrica. Aquellas especies que pueden lograr altos índices de crecimiento y estatura bajo condiciones de elevada fertilidad de los suelos, finalmente superan y desplazan a las especies de desarrollo más lento y de menor altura, reduciendo la riqueza de especies de la comunidad.

Resumen

Nicho fundamental y estructura de la comunidad (17.1)

El rango de condiciones ambientales toleradas por una especie define su nicho fundamental. Estas limitaciones en la capacidad de las especies para sobrevivir y prosperar limitarán su distribución y la abundancia a un cierto rango de condiciones ambientales. Las especies difieren en las condiciones que pueden tolerar. A medida que las condiciones ambientales cambian tanto en tiempo como en espacio, la distribución posible y la abundancia de las especies cambiarán. Este enfoque proporciona un modelo nulo frente al cual comparar los patrones de la comunidad observados.

Interacciones difusas (17.2)

Los experimentos que examinan sólo dos especies que interactúan potencialmente tienden a subestimar la importancia de las interacciones entre las especies dentro de las comunidades, porque las interacciones generalmente son difusas e incluyen un gran número de especies. En la competencia difusa, la interacción directa entre dos especies cualesquiera puede ser débil, lo que hace difícil determinar el efecto de cualquier especie dada sobre otra. Sin embargo, colectivamente, la competencia puede ser un factor importante que limita la abundancia de todas las especies implicadas. Las interacciones difusas que incluyen la depredación y la competencia pueden verse en la estructura de las redes tróficas.

Interacciones indirectas (17.3)

Las redes tróficas también ilustran la incidencia de las interacciones indirectas entre las especies dentro de la comunidad. Las interacciones indirectas se producen cuando una especie no interactúa con una segunda especie directamente, pero influye en una tercera especie que tiene una interacción directa con la segunda. Por ejemplo, un depredador puede funcionar incrementado la densidad poblacional de uno o más competidores inferiores al reducir la abundancia de los competidores superiores de los cuales se alimenta. Las interacciones positivas indirectas se producen cuando una especie beneficia a otra indirectamente a través de sus interacciones con las otras, y reducen ya sea la competencia o la depredación.

Controles en la estructura de la comunidad (17.4)

Para comprender el papel de las interacciones entre las especies en la estructuración de las comunidades, las redes tróficas generalmente son simplificadas agrupando las especies en grupos funcionales basados en su uso similar de los recursos o en el papel que desempeñan dentro de la comunidad. Un modo de clasificación funcional es dividir las especies en niveles tróficos según grupos tróficos generales (productores primarios, herbívoros, carnívoros, etc.) Las cadenas tróficas resultantes indican la posibilidad de un control por los recursos (productores primarios) o control por los depredadores (carnívoros superiores) en la estructura y funcionamiento de la comunidad.

Interacciones entre las especies a lo largo de gradientes ambientales (17.5)

La estructura biológica de una comunidad está limitada en primer lugar por las tolerancias ambientales de las especies (nicho efectivo). A medida que nos movemos en el paisaje, las variaciones en el ambiente físico alterarán la naturaleza de estas limitaciones en la distribución y la abundancia de las especies. Hay un compromiso general entre la tolerancia al estrés de las especies y su capacidad competitiva a lo largo de los gradientes de disponibilidad de recursos. Este compromiso puede dar como resultado patrones de zonación a lo largo del paisaje, donde existen variaciones en la disponibilidad de recursos. La relación entre la tolerancia al estrés y la capacidad competitiva es más compleja a lo largo de gradientes que incluyen tanto recursos como factores que no son recursos, como la temperatura, la salinidad o la profundidad del agua.

Heterogeneidad ambiental (17.6)

Las condiciones ambientales no son homogéneas dentro de una comunidad determinada, y las variaciones espaciales en condiciones ambientarles dentro de la comunidad pueden funcionar incrementando la diversidad al albergar una amplia variedad de especies. La estructura de la vegetación tiene una marcada influencia en la diversidad de la vida animal dentro de la comunidad. Una mayor estructura vertical significa más recursos y un espacio vital y una mayor diversidad de hábitat.

Disponibilidad de recursos (17.7)

Un variado grupo de estudios han demostrado que existe una relación inversa entre la disponibilidad de nutrientes y la diversidad vegetal en las comunidades. Al reducir el ritmo de desarrollo, la baja disponibilidad de nutrientes actúa reduciendo el desplazamiento competitivo. A medida que la disponibilidad de nutrientes en las comunidades terrestres aumenta, la competencia cambia de subterránea (competencia simétrica) a aérea (competencia asimétrica). El resultado neto es un incremento en el desplazamiento competitivo y una reducción en la diversidad de las especies vegetales mientras que las especies vegetales de crecimiento más rápido y más altas dominan el recurso de la intensidad de la luz.

Preguntas de estudio

1. ¿Cómo funciona el nicho fundamental de las especies para limitar la estructura de la comunidad?
2. El número de especies de árboles que existen en una hectárea de selva húmeda ecuatorial en la región Este de África puede superar las 250. Por el contrario el número de especies de árboles que existen en una hectárea de bosque tropical en la región Sur de África rara vez supera las tres. ¿En qué comunidad boscosa (selva húmeda o bosque) considera usted que la competencia difusa será más frecuente? ¿Por qué?
3. Defina la interacción indirecta en el contexto de las redes tróficas.
4. Dé un ejemplo del modo en que la depredación puede dar como resultado interacciones positivas entre las especies.
5. Compare el control por los recursos con el control por los depredadores en la estructura de una red trófica.
6. En el ejemplo del trabajo de la ecóloga Mary Power presentado en el Apartado 17.4, los depredadores superiores parecen tener un control en la productividad vegetal al controlar la abundancia de herbívoros (sus presas). Ahora supongamos que vamos a llevar a cabo un segundo experimento en el que reducimos la productividad vegetal a través del uso de algunas sustancias químicas (que no tienen efecto directo en los organismos consumidores). Si el resultado muestra que la productividad vegetal reducida disminuye las poblaciones de herbívoros, que a su vez conduce a la disminución de los depredadores superiores, ¿qué tipo de control implicaría? ¿Cómo podría compaginar los hallazgos de estos dos experimentos?
7. Tomando como fuente el Capítulo 6 (Apartado 6.12) ¿qué características son las que les permiten a las especies vegetales (especies A) tolerar una baja disponibilidad de nutrientes en el suelo? ¿De qué modo estas características limitan los niveles máximos de desarrollo bajo condiciones de elevado nivel de nutrientes en el suelo? De manera inversa, ¿qué características les permiten a las especies

vegetales (especies B) mantener altos niveles de desarrollo bajo una gran disponibilidad de nutrientes del suelo? ¿De qué modo estas características limitan la capacidad de las especies vegetales de tolerar bajas condiciones de nutrientes en el suelo? Ahora realice una predicción de los resultados de la competencia entre las especies A y B en dos comunidades de plantas: una con pocos nutrientes en el suelo y la otra con abundantes nutrientes. Coméntelo en términos de tolerancia y competencia.

8. ¿De qué modo la estructura de la vegetación dentro de una comunidad influye en la diversidad de la vida animal?
9. Compare la competencia simétrica y asimétrica. ¿De qué modo la disponibilidad de nutrientes del suelo modifica la naturaleza de la competencia desde la forma simétrica a la asimétrica?

Bibliografía adicional

Brown, J., T. Whithham, S. Ernest, y C. Gehring. 2001. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: Long-term experiments. *Science* 93: 643-50.

Revisión de los experimentos a largo plazo que han revelado algunas de las interacciones complejas que ocurren dentro de las comunidades ecológicas.

Huston, M. 1994. *Biological diversity.* Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.

Un recurso fundamental para aquellos interesados en la ecología de las comunidades. Huston ofrece una amplia revisión de patrones geográficos de la diversidad de las especies y presenta un encuadre para la comprensión de la distribución de las especies en el espacio y en el tiempo.

Mc Peek, M. 1998. The consequences of changing the top predator in a food web: A comparative experimental approach. *Ecological Monographs* 68:1-23.

Este trabajo presenta una serie de experimentos dirigidos a la comprensión del papel que cumplen los depredadores superiores en la estructuración del cuidado dentro de las comunidades. Un excelente ejemplo de la aplicación de las manipulaciones experimentales para comprender la naturaleza de las interacciones entre las especies en las comunidades ecológicas.

Pimm, S. L. 1991. *The balance of nature.* Chicago: University of Chicago Press.

Un excelente ejemplo de la aplicación de estudios teóricos en las redes tróficas y en la estructura de las comunidades ecológicas en temas actuales relacionados con la ecología de la conservación.

Power, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy? *Ecology* 73:733-46.

Este trabajo proporciona una excelente discusión del papel que cumple la depredación en la estructuración de las comunidades, incluyendo un contraste entre el control por los recursos y el control por los depredadores en la estructura de las redes tróficas.

Rosenzweig, M. 1995. *Species diversity in space and time.* Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.

Este libro reúne estudios empíricos y la teoría ecológica para abordar una variedad de temas relacionados con los patrones de diversidad de las especies. Proporciona un excelente análisis de los patrones a gran escala de la diversidad biológica a lo largo del tiempo.

Capítulo 18 | Dinámica de las comunidades

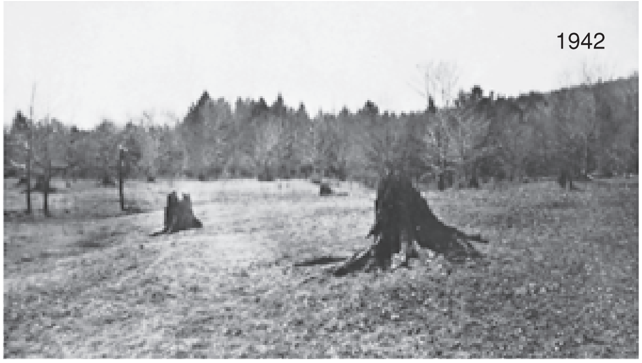
18.1 Cambios en la estructura de la comunidad a través del tiempo
18.2 La sucesión primaria ocurre en sustratos recientemente expuestos
18.3 La sucesión secundaria ocurre después de las perturbaciones
18.4 El estudio de la sucesión tiene una rica historia
18.5 La sucesión está asociada a los cambios autogénicos en las condiciones ambientales
18.6 Cambios en la diversidad de las especies durante la sucesión
18.7 La sucesión implica a especies heterótrofas
18.8 Se producen cambios sistemáticos en la estructura de la comunidad como resultado del cambio ambiental alogénico en distintas escalas de tiempo
18.9 La estructura de la comunidad cambia con el tiempo geológico
18.10 Volver al concepto de comunidad

En el capítulo anterior, examinamos la variedad de procesos que interactúan para influir en la estructura de las comunidades del paisaje. La naturaleza cambiante de la estructura de la comunidad a través del paisaje (zonación) refleja los cambios en la distribución de las poblaciones como respuesta a condiciones ambientales variables, mientras se modifican por las interacciones (tanto directas como indirectas) entre las especies que la componen. Sin embargo, la estructura de la comunidad también cambia con el tiempo: es dinámica, refleja la dinámica de la población de las especies que la componen. La estructura vertical de la comunidad cambia con el tiempo mientras las plantas se establecen, maduran y mueren. Las tasas de natalidad y de mortalidad de las especies cambian como respuesta a las condiciones ambientales, produciendo un patrón variable de dominancia y diversidad de las especies a través del tiempo. Este patrón variable de la estructura de la comunidad a través del tiempo: la dinámica de la comunidad, es el tema de este capítulo.

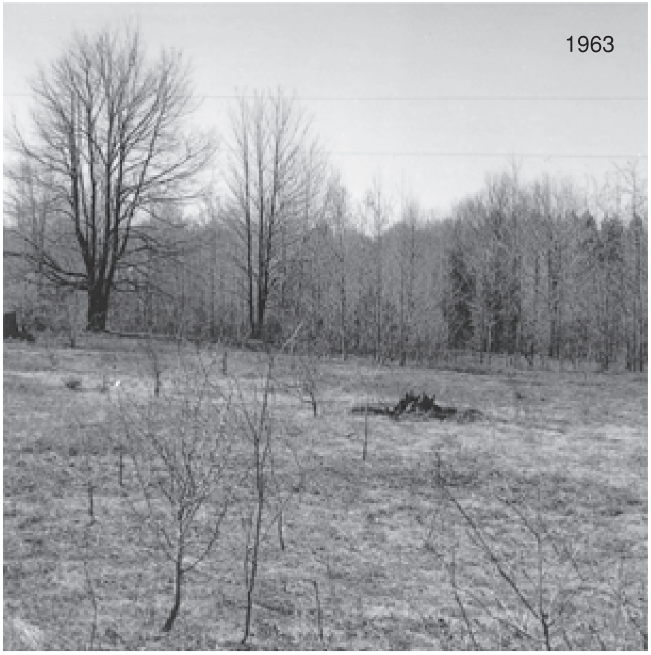
18.1 | Cambios en la estructura de la comunidad a través del tiempo

La estructura de la comunidad varía no solamente en el espacio sino también en el tiempo. Supongamos que en lugar de trasladarnos en el paisaje, como en los ejemplos de zonación del Capítulo 16 (Apartado 16.7, Figuras 16.7-16.9), nos ubicamos en una posición y observamos la zona mientras transcurre el tiempo. Por ejemplo, las tierras de cultivo y pastizales abandonadas son paisajes comunes en las regiones agrícolas de zonas que alguna vez han sido arboladas del este de Norteamérica (véase Cuestiones de ecología: Bosques americanos). Cuando ya no se cuida la tierra, rápidamente empiezan a crecer pastos, varas de oro (*Solidago* spp.) y malas hierbas. En pocos años, estos mismos campos de malas hierbas son invadidos por el crecimiento de arbustos: la zarzamora (*Rubus* spp.), el zumaque (*Rhus* spp.) y el espino (*Crataegus* spp.). A estos arbustos les siguen los cerezos silvestres (*Prunus pennsylvanica*), el pino (*Pinus* spp.) y el álamo temblón (*Populus* spp.). Muchos años más tarde, estas tierras abandonadas sustentan un bosque de arces (*Acer* spp.), robles (*Quercus* spp.), cerezos o pinos (Figura 18.1). El proceso que usted ha observado, el cambio gradual y aparentemente direccional en la estructura de la comunidad a través del tiempo de campo a bosque, es lo que se conoce como **sucesión**. Sucesión, en su definición más amplia, es el cambio temporal en la estructura de la comunidad. Esta definición es la opuesta a la de zonación (cambios en la estructura de la comunidad a través del paisaje), ya que sucesión se refiere a los cambios en la estructura de la comunidad en una localización dada del paisaje a través del tiempo.

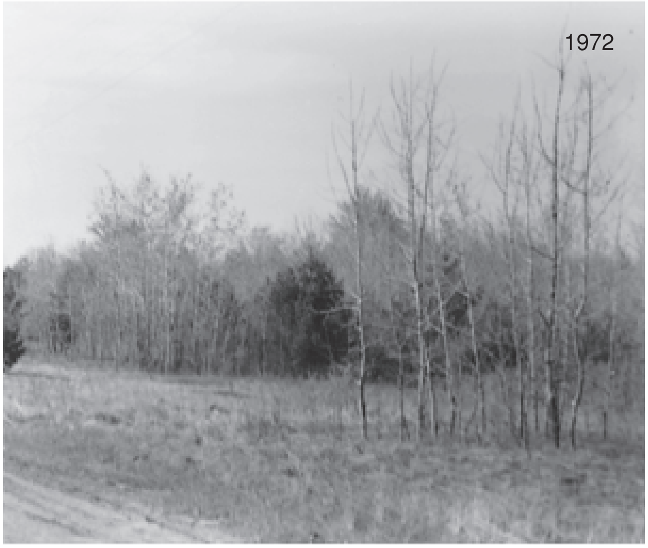
La secuencia de las comunidades, de pastos a arbustos y de éstos a bosque, históricamente se ha llamado **serie** (de la palabra latina *serie*) y cada uno de los cambios es un estadio serial. Aunque cada **estadio serial** es un punto en un continuo de vegetación a través del tiempo, es reconocible como una comunidad diferente. Cada una tiene su estructura característica y composición de especies. Un estadio serial puede durar solamente 1 ó 2 años o varias décadas. Algunos estadios pueden perderse completamente o pueden aparecer solamente de forma abreviada o alterada. Por ejemplo, cuando en un campo abandonado crecen inmediatamente árboles del bosque (como en la Figura 18.1), el estadio de arbusto parece haberse excluido; sin embargo, estructuralmente, su lugar es tomado por nuevos árboles jóvenes.



(a)



(b)



(c)

Figura 18.1 | Cambios en la sucesión durante 30 años en un campo en el Oeste de Pennsylvania. **(a)** en 1942, estaba moderadamente cubierto de pasto. **(b)** La misma área 21 años más tarde en 1963. **(c)** En 1972, el temblón americano y el arce han ocupado parte del suelo.

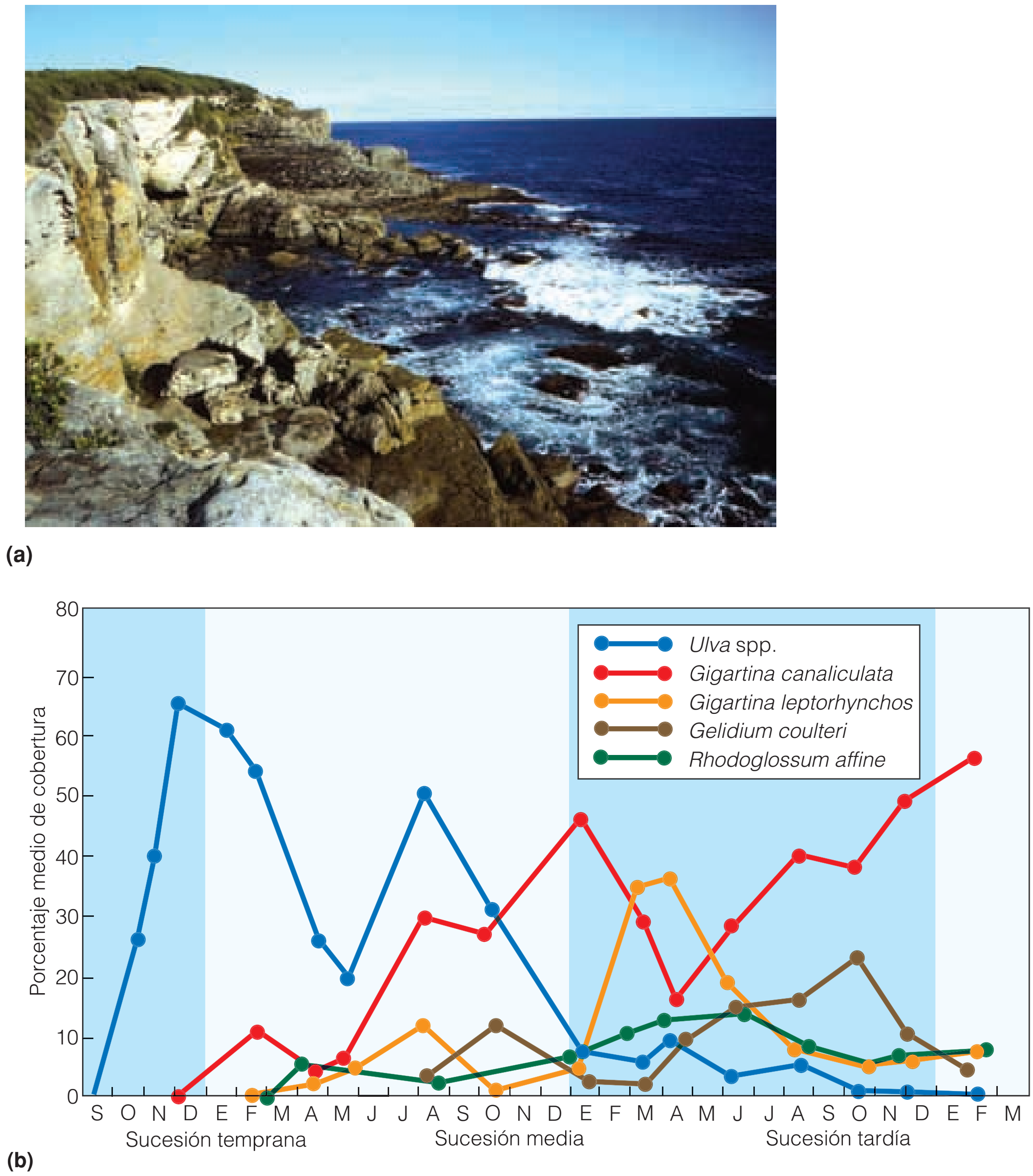


Figura 18.2 | **(a)** Ambiente intermareal a lo largo de la costa del Sur de California. **(b)** Porcentaje medio de cinco especies de algas que colonizaron bloques de cemento introducidos en la zona intermareal rocosa en setiembre de 1974. Obsérvese el cambio en la dominancia de las especies a través del tiempo. (Adaptado de Sousa 1979.)

Como en la zonación, el proceso de sucesión generalmente es común a todos los ambientes, tanto terrestres como acuáticos. El ecólogo William Sousa llevó a cabo un experimento muy interesante para examinar el proceso de sucesión en una comunidad de algas de zonas intermareales rocosas en el Sur de California. Una forma importante de perturbación natural en estas comunidades es la del vuelco de las rocas por la acción de las olas (Figura 18.2a). Entonces las poblaciones de algas recolonizan estas superficies despejadas. Para examinar este proceso, colocó bloques de cemento en el agua para proporcionar nuevas superficies para la colonización. Los resultados del estudio muestran un patrón de colonización y extinción, con otras especies que desplazan a las poblaciones que inicialmente colonizan los bloques de cemento mientras transcurre el tiempo (Figura 18.2b). Este es el proceso de sucesión. Las especies iniciales o **especies tempranas de la sucesión** (a menudo llamadas **especies pioneras**) generalmente se caracterizan por altas tasas de crecimiento, tamaño más pequeño, alto grado de dispersión y altas tasas de crecimiento poblacional. Por el

Cuestiones de ecología | Bosques americanos

Las comunidades de campos abandonados, son una visión común en la parte este de los Estados Unidos. Estos campos representan los estadios tempranos en el proceso de sucesión secundaria, un proceso que comenzó con el abandono de las tierras agrícolas (tierras de cultivos o pastos) y que al final conducirán al bosque. Aunque más del 50 por ciento de las tierras del área de EE.UU. al Este del río Mississippi actualmente están cubiertas por bosques, la gran mayoría de estas comunidades de bosques tienen menos de 100 años, producto de un cambio a escala continental en el uso de la tierra durante los últimos 200 años. Cuando los colonos llegaron por primera vez a las costas del Este de Norteamérica en el siglo XVII, el paisaje estaba dominado por los bosques. Los americanos nativos históricamente usaron el fuego para limpiar áreas para cultivos o para crear un hábitat para especies de caza. Sin embargo, su impacto sobre el paisaje fue secundario en comparación con lo que se produjo como resultado de la expansión hacia el Oeste de la colonización europea. La tala de bosques se llevó a cabo por la necesidad de tierras agrícolas y productos de los bosques y mientras crecía la población de colonos y se expandía hacia el Oeste, también lo hacía la tala de las tierras (Figura 2). Hacia el siglo XIX, la mayoría de los bosques del Oeste de Norteamérica habían sido talados para la agricultura. Pero a principios del siglo XX podría haberse producido una reversión de esta tendencia.

El período del *Dust Bowl* de los años 30 vio el comienzo del declive de las pequeñas familias de granjeros en las regiones agrícolas del Oeste del Mississippi. Con la mecanización de la agricultura y la producción a gran escala de fertilizantes químicos a finales de los años 40, la agricultura del Oeste sufrió una importante transición, de pequeñas granjas familiares a grandes granjas comerciales. El aumento de la agricultura comercial a gran escala aceleró el declive de la agricultura al Este del río Mississippi, una reducción que ya había comenzado el siglo previo con el final de las grandes plantaciones de los estados del Sur. Hacia los años 30, la cantidad de tierras agrícolas del Este llegó al punto máximo y ha estado disminuyendo desde entonces (Figura 3). Desde 1972, más de 11.500 km^2 de tierras de labranza en el Este de los Estados Unidos se han abandonado y actualmente se están transformando en bosques; el doble de la cantidad de tierras agrícolas que se han convertido al desarrollo comercial y residencial durante el mismo período. ●

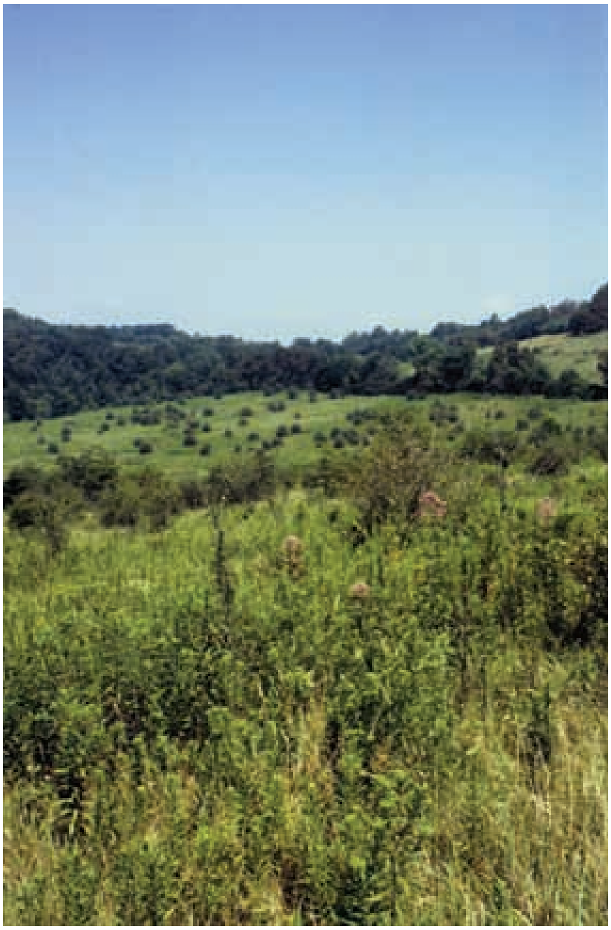
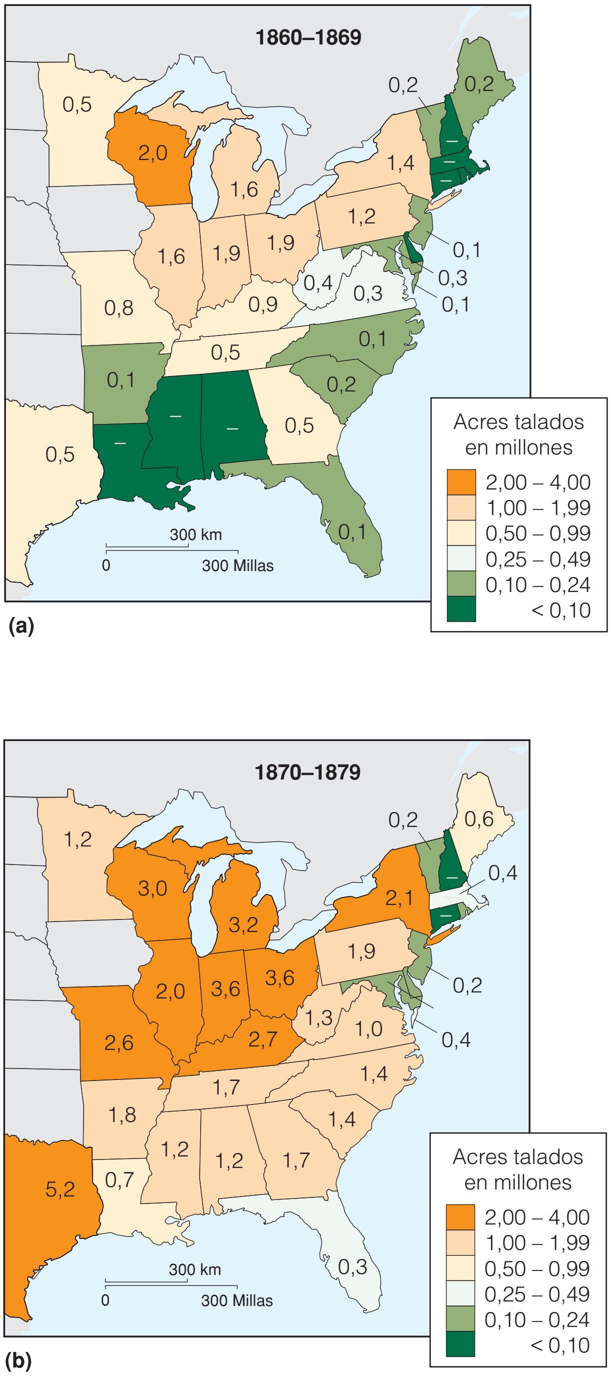


Figura 1 | Una comunidad de campos abandonados típica de la parte Este de Estados Unidos. El lugar que antes eran tierras agrícolas controladas, actualmente está sufriendo el proceso de sucesión secundaria después del abandono. Finalmente el lugar se transformará en bosques, como se ve en el fondo.

contrario, las **especies tardías de la sucesión** generalmente tienen menores tasas de dispersión y colonización, tasas de crecimiento más lentas, son más grandes y viven más tiempo. Tal y como lo indican los nombres de sucesión temprana y tardía, los patrones de reemplazamiento de especies en el tiempo no son al azar. Efectivamente, si el experimento tuviera que repetirse mañana, se podría esperar que los patrones resultantes de la colonización y extinción (la se-

Figura 2 | Millones de acres de tierras forestales taladas para la agricultura durante las décadas de 1860-1869 **(a)** y 1870-1879 **(b)** en el Este de Estados Unidos. Observe la expansión hacia el Oeste y la tasa acelerada de talas durante este período. (Adaptado de Williams 1989.)


1860–1869
0,5
2,0
1,6
0,2
0,2
1,4
1,2
1,6
1,9
1,9
0,1
0,3
0,1
0,4
0,3
0,8
0,9
0,5
0,1
0,1
0,2
0,5
0,5
0,1
300 km
0
300 Millas
Acres talados en millones
2,00 – 4,00
1,00 – 1,99
0,50 – 0,99
0,25 – 0,49
0,10 – 0,24
< 0,10
(a)
1870–1879
1,2
3,0
3,2
0,2
0,6
0,4
2,1
1,9
2,0
3,6
3,6
0,2
2,6
2,7
1,3
1,0
0,4
1,7
1,4
1,8
1,4
1,2
1,2
1,7
5,2
0,7
0,3
300 km
0
300 Millas
Acres talados en millones
2,00 – 4,00
1,00 – 1,99
0,50 – 0,99
0,25 – 0,49
0,10 – 0,24
< 0,10
(b)

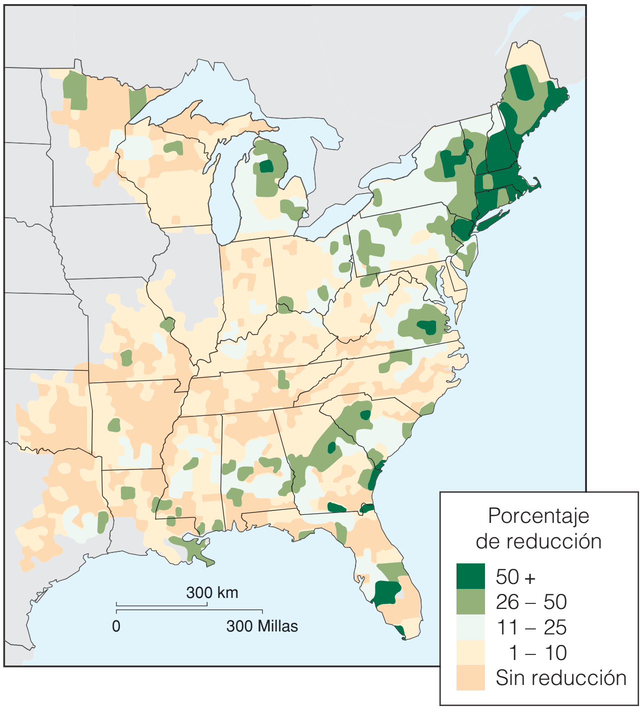

300 km
0
300 Millas
Porcentaje de reducción
50 +
26 – 50
11 – 25
1 – 10
Sin reducción

Figura 3 | Porcentaje de reducción de las tierras agrícolas en el Este de los Estados Unidos desde su punto máximo en 1930. (Adaptado de Williams 1989).

1. ¿En qué forma los cambios en el uso y protección de la tierra indicados arriba pueden haber cambiado la diversidad de la vida animal en el Este de los Estados Unidos durante los últimos años?
2. ¿Cómo se comparan los cambios en la diversidad biológica en la parte Este de los Estados Unidos durante el último siglo con los cambios que han ocurrido al Oeste del río Mississippi como resultado del cambio en la agricultura y de la reducción de los ecosistemas de praderas (véase la Sexta parte: Introducción)?

cuencia de la sucesión) fuera muy similar al que se presenta en la Figura 18.2.

Un patrón similar de sucesión se presenta en comunidades de vegetales terrestres, como los patrones de sustitución de especies después de cortar el bosque en el bosque experimental Hubbard Brook de New Hampshire (Figura 18.3). Antes de la corta, plántulas y hayas jóvenes (*Fagus grandifolia*) y arces azucareros *(Acer saccharum)* dominaban

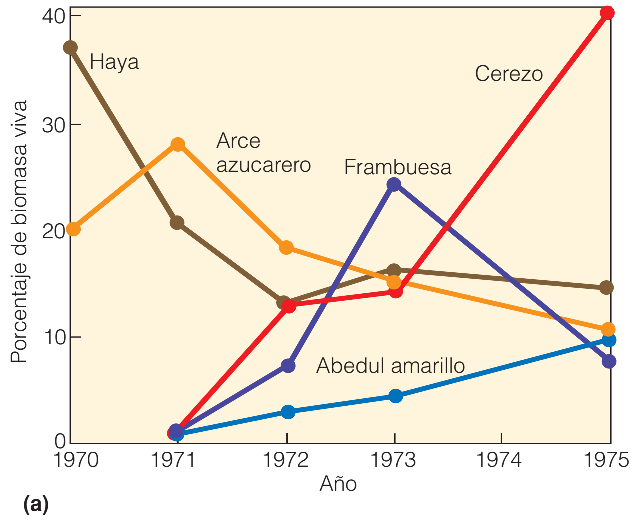


Figura 18.3 | Cambios en la abundancia relativa (porcentaje de biomasa viva) de especies leñosas en el Hubbard Brook Experimental Forest después de una tala. (Adaptado de Bormann y Likens, 1979.)

el sotobosque. Grandes individuos de estas dos especies de árboles dominaban el estrato arbóreo y las plántulas representan una reproducción exitosa de los árboles parentales. Tras eliminar los árboles más grandes (extracción de madera) en 1970, el número de plántulas de hayas y arces disminuyó y fueron rápidamente reemplazados por matorrales de frambuesas y plántulas de especies de árboles adaptados al sol (intolerantes a la sombra), de crecimiento rápido y especies tempranas de la sucesión como el cerezo silvestre (*Prunus pennsylvanica*) y el abedul amarillo (*Betula alleghaniensis*). Después de muchos años, estas especies serán reemplazadas por especies tardías de la sucesión de hayas y arces azucareros que previamente dominaban el lugar.

Los dos estudios presentados arriba señalan la naturaleza similar de la dinámica de la sucesión en dos ambientes muy diferentes. También presentan ejemplos de dos tipos diferentes de sucesión: primaria y secundaria. La **sucesión primaria** ocurre en un lugar que no ha sido ocupado anteriormente por una comunidad, una superficie recientemente expuesta como los bloques de cemento en un ambiente intermareal rocoso. Al contrario de la sucesión primaria, la sucesión secundaria ocurre en lugares previamente ocupados (con vegetación) después de una perturbación. En este caso, la perturbación se define como todo proceso que produzca como resultado la eliminación (tanto parcial como completa) de la vegetación (comunidad) existente. Como en el ejemplo de Hubbard Brook, la perturbación no siempre produce como resultado la eliminación de todos los individuos. En estos casos, la cantidad (densidad y biomasa) y la composición de la comunidad superviviente tendrán una mayor influencia sobre la dinámica de la sucesión que prosiga. En el Capítulo 19 se tratará con mayor detalle el tema de la perturbación y su papel en la estructuración de las comunidades.

18.2 | La sucesión primaria ocurre en sustratos recientemente expuestos

La sucesión primaria comienza en lugares que nunca han alojado a una comunidad, tales como afloramientos en las rocas y acantilados, dunas y depósitos glaciares recientemente expuestos. Por ejemplo, consideremos una sucesión primaria en un lugar muy inhóspito: una duna. La arena, producto de la roca pulverizada, se deposita por acción del viento y del agua. Donde los depósitos son extensos, como a lo largo de las costas de lagos y océanos y en las zonas inhóspitas de arenas tierra adentro, las partículas de arena pueden apilarse en largas pendientes a barlovento para formar dunas. Debido a la fuerza del viento y del agua, las dunas pueden moverse, a menudo cubren la vegetación existente o las construcciones. El establecimiento y el crecimiento de la cubierta vegetal actúan estabilizando las dunas. H.C. Cowles fue el primero que describió la colonización de las dunas y el desarrollo progresivo de la vegetación en su estudio clásico y pionero de sucesión de la vegetación en las dunas cerca del lago Michigan, que se publicó en 1899.

Las hierbas, especialmente el barrón de playa americano (*Ammophila breviligulata*), son las plantas pioneras más exitosas y su función es estabilizar las dunas con un amplio sistema de rizomas (véase el Apartado 9.1). Una vez estabilizadas, llegan al área arbustos tapizantes. Posteriormente, la vegetación cambia y dominan los árboles; primero pinos y después robles. Debido a la bajas reservas de humedad de la arena, el roble rara vez es reemplazado por árboles que necesitan más humedad. Solamente en las pendientes a sotavento más favorables y en las depresiones, donde el microclima es más moderado y donde puede acumularse humedad, la sucesión prosigue con árboles más mesofíticos (que necesitan humedad) como el arce azucarero, el tilo americano y el roble americano. Debido a que estos árboles hacen sombra sobre el suelo y acumulan hojarasca en la superficie, actúan mejorando los nutrientes y las condiciones de humedad. En dichos lugares, puede establecerse un bosque mesofítico sin pasar por los estadios de robles y pinos. Este ejemplo hace hincapié en un aspecto de la sucesión primaria: las especies colonizadoras mejoran el ambiente, allanando el camino para la colonización de otras especies.

El suelo aluvial recientemente depositado en una llanura de inundación representa otro ejemplo de sucesión primaria. En los últimos 200 años, el glacial que una vez cubrió toda la región del Parque Nacional Glacier Bay, Alaska, se está retirando (derritiéndose) (Figura 18.4a). Mientras el glacial se retira, la pradera recientemente expuesta es colonizada inicialmente por una variedad de especies como los alisos (*Alnus* spp.) y los chopos (*Populus* spp.).

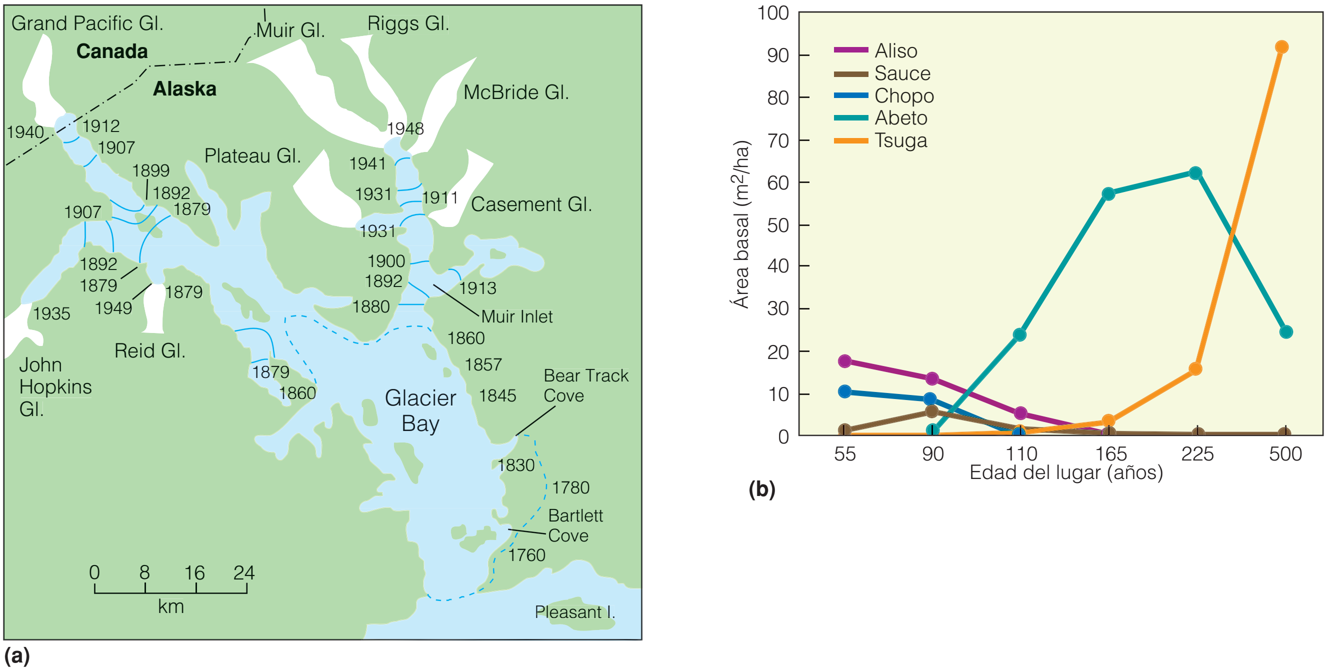


Figura 18.4 | (a) El complejo de fiordos Glacier Bay en el Sudeste de Alaska, muestra la tasa de retirada de los hielos desde 1760. Mientras el hielo se retira, deja morrenas a lo largo del borde de la bahía en la cual ocurre la sucesión primaria. **(b)** Cambios en la composición de la comunidad (área basal de las especies de plantas leñosas) con la edad para los lugares (tiempo desde que los sedimentos fueron expuestos por primera vez) en Glacier Bay. (Adaptado de Hobbie 1994.)

Finalmente, estas especies tempranas de la sucesión son reemplazadas por especies más tardías de la sucesión de árboles como los abetos (*Picea* spp.) y la tsuga (*Tsuga* spp.) (Figura 18.4b) y el bosque resultante se asemeja a las comunidades del bosque de las praderas de alrededor.

18.3 | La sucesión secundaria ocurre después de las perturbaciones

Uno de los ejemplos clásicos de sucesión secundaria en ambientes terrestres es el estudio de la sucesión de los campos abandonados en la región Piedmont de Carolina del Norte por el eminente ecólogo de vegetales Dwight Billings a finales de los años 30. El año en que se abandona un campo de cultivo, el terreno es ocupado por el garrachuelo (*Digitaria sanguinalis*), cuyas semillas, que permanecen en estado latente en el suelo, responden a la luz y a la humedad y germinan. Sin embargo, la ocupación del suelo por parte del garrachuelo dura poco. A finales del verano, maduran las semillas de humagón (*Lactuca canadensis*), una planta anual. Llevadas por el viento, se asientan en el campo abandonado, germinan y a comienzos del invierno ya han producido rosetas foliares. En la primavera siguiente, el humagón, adelantándose al garrachuelo, rápidamente reclama el campo. Durante el verano, el campo es invadido por otras plantas: áster blanca (*Aster ericoides*) y ambrosía (*Ambrosia artemissifolia*).

Hacia el tercer verano, el pajón (*Andropogon virginicus*), un cepellón perenne, cubre el campo. La abundante materia orgánica y la habilidad para explotar con eficiencia la humedad del suelo permiten al pajón dominar el campo. Aproximadamente en ese momento, los brotes de pino, al encontrar espacio para crecer en lugares abiertos entre las matas de pajón, se extienden por el campo. Al cabo de 5 a 10 años, los pinos son suficientemente altos para hacerle sombra al pajón. Finalmente, las especies de madera dura, como el roble y el fresno, crecen entre los pinos, y mientras los pinos mueren, ocupan el campo (Figura 18.5). El desarrollo del bosque de caducifolios continúa mientras árboles y arbustos tolerantes a la sombra (el cornejo, el ciclamor del Canadá, el Oxydendron, la hortensia y otros) llenan el sotobosque.

Los estudios de perturbaciones físicas en ambientes marinos han demostrado una sucesión secundaria en comunidades de algas marinas, marismas, manglares, praderas marinas y arrecifes de corales. El ecólogo David Duggins, de la Universidad de Washington, examinó el proceso de sucesión después de la perturbación de los «bosques» de sargazos submareales de Torch Bay, Alaska (Figura 18.6). Un año después de la eliminación del «bosque» de sargazos se formó una bóveda de sargazos mixtos (*Nereocystis leutkeana* y

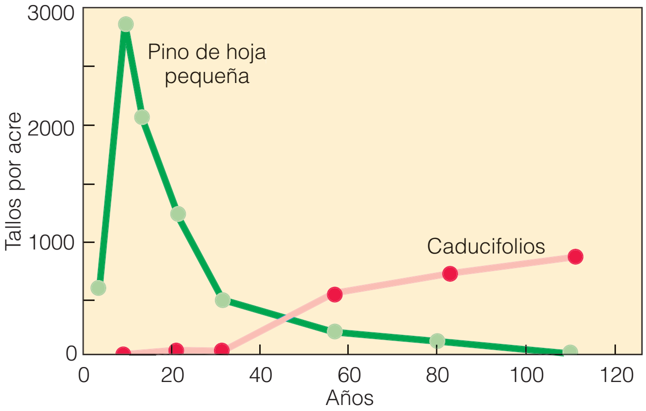


Figura 18.5 | Reducción en la abundancia del pino de hoja pequeña (*Pinus echinata*) y aumento de la densidad de especies caducifolias (especies de roble, *Quercus* y nogal americano, *Carya*) durante la sucesión secundaria en tierras de labranza abandonadas en la región Piedmont de Carolina del Norte. (Adaptado de Billings 1938.)

Figura 18.6 | Bosque de sargazos fuera de las Islas Aleutianas de Alaska: *Cymathera triplicata* (primer plano); *Alaria fistulosa* (atrás). Los bosques de sargazos en el Este y Norte del Pacífico comúnmente tienen una compleja estructura tridimensional, con muchas especies coexistentes. Como en los arrecifes de corales, la sombra es el principal mecanismo de competencia intraespecífica e interespecífica.

Alaria fistulosa) y se desarrolló un «sotobosque» de *Costaria costata* y *Laminaria dentigera.* Durante el segundo y tercer año, se desarrollaron enraizamientos continuos de *Laminaria setchelli* y *Laminaria groenlandica* y la comunidad regresó a su composición original. Se ha observado un patrón similar en los «bosques» de sargazos submareales fuera de la costa de California.

El ecólogo Jay Zieman, de la Universidad de Virginia, ha descrito una sucesión secundaria en comunidades de praderas marinas en varias localidades, incluyendo las aguas tropicales someras de Australia y el Caribe. Se ha descrito en detalle sucesión secundaria en las comunidades de praderas marinas de la Bahía de Florida. La acción de las olas asociadas con las tormentas o el fuerte pastoreo por parte de tortugas marinas y erizos de mar crea aberturas en la cubierta herbácea, exponiendo los sedimentos subyacentes. La erosión corriente abajo de estas aberturas produce perturbaciones localizadas llamadas *blowouts* (Figura 18.7). Los colonizadores iniciales de estos lugares perturbados son generalmente macroalgas rizofíticas, de las cuales las especies de *Halmeda* y *penicillus* son las más comunes (Figura 18.8). Estas algas tienen cierta capacidad de unirse al sedimento, pero su habilidad para estabilizar los sedimentos es mínima y su principal función en el estadio temprano de la sucesión parece ser su contribución de partículas sedimentarias cuando mueren y se descomponen. La especie *Halodule wrightii,* pionera local de las praderas marinas, coloniza rápidamente a partir de semillas o rápidas bifurcaciones vegetativas. El manto cobertor producido por *Halodule* estabiliza aún más la superficie de sedimentos. Finalmente, *Thalassia testudinum* comenzará a colonizar la región. Sus hojas más grandes y sus extensos rizomas y el sistema radicular atrapan y retienen las partículas de forma eficaz y aumentan la materia orgánica del sedimento. El área que anteriormente estaba perturbada ahora nuevamente se asemeja a la comunidad de praderas marinas circundantes.

18.4 | El estudio de la sucesión tiene una rica historia

El estudio de la sucesión ha sido un foco de investigación ecológica durante más de un siglo. Los botánicos E. Warming en Dinamarca y Henry Cowles en los Estados Unidos desarrollaron ampliamente el concepto de sucesión en la primera parte del siglo XX. En los años de intervalo se ha observado una variedad de hipótesis que han intentado dirigir los procesos que impulsan la sucesión: el cambio aparentemente direccional en la composición de las especies a través del tiempo.

Frederick Clements (1916, 1936) desarrolló una teoría de sucesión de plantas y dinámica de comunidades conocida como *hipótesis del monoclímax*. Se considera a la comunidad como un superorganismo altamente integrado (véase el Apartado 16.9) y el proceso de sucesión representa el desarrollo gradual y progresivo de la comunidad hacia el estadio último o clímax. El proceso se ha considerado análogo al desarrollo de un organismo individual.

En 1954, F. Egler propuso una hipótesis que llamó *composición florística inicial*. Según Egler, el proceso de sucesión en cualquier lugar depende de la especie que llegó allí en primer lugar. El reemplazamiento de las especies no es un proceso ordenado, debido a que algunas especies suprimen o excluyen a otras de la colonización del sitio.

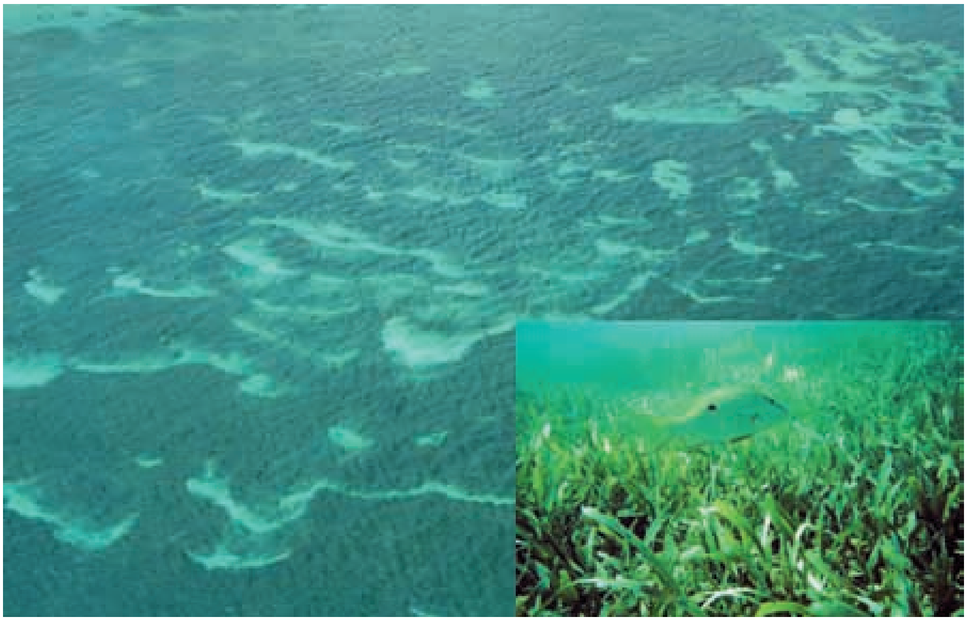


Figura 18.7 | Areas perturbadas (áreas de color más claro) dentro de comunidades de praderas marinas en la Bahía de Florida. Estas áreas, llamadas *blowouts*, sufren un proceso de recuperación que comprende un cambio en la dominancia de las especies desde las microalgas a las praderas marinas (véase Figura 18.8). La imagen muestra una comunidad dominada por *Thalassia testudinum* en la Bahía de Florida.

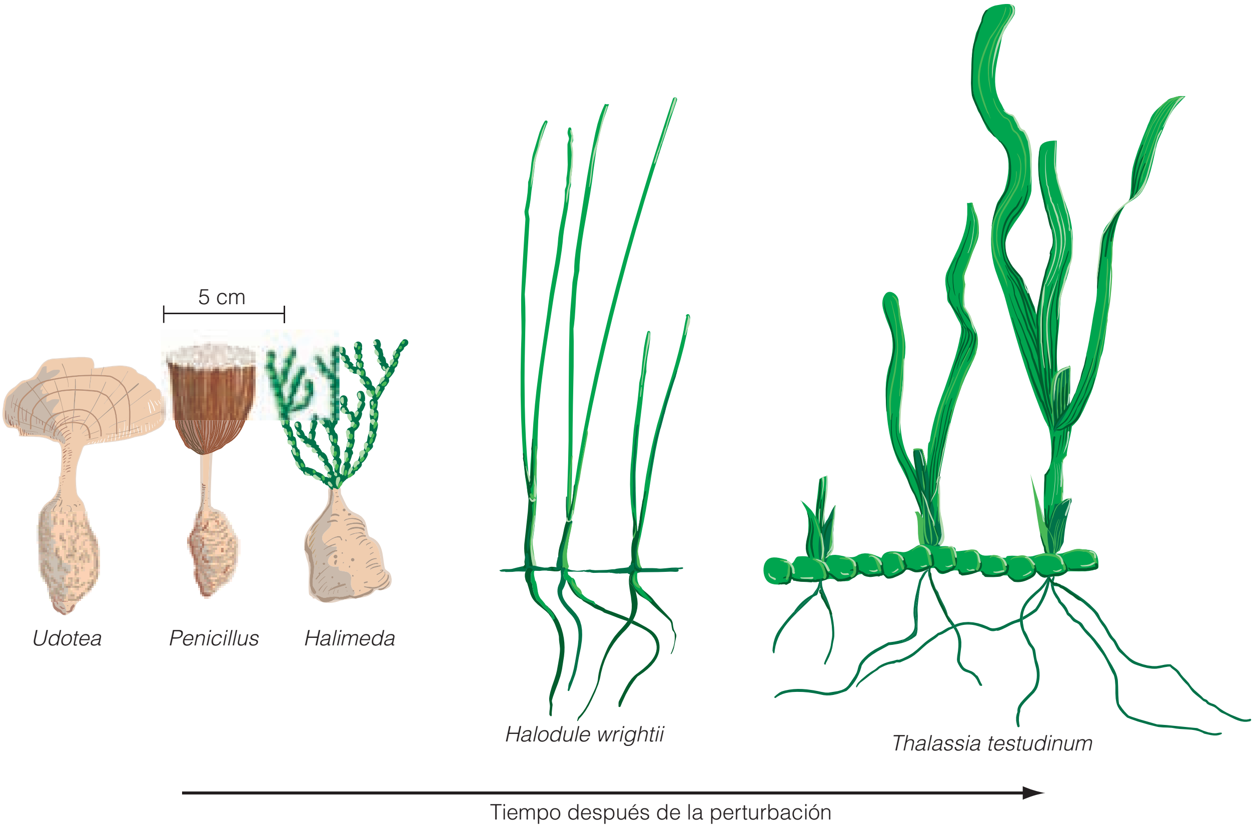

5 cm
Udotea
Penicillus
Halimeda
Halodule wrightii
Thalassia testudinum
Tiempo después de la perturbación

Figura 18.8 | Patrón idealizado de sucesión en comunidades de praderas marinas en la Bahía de Florida después de las perturbaciones (véase la Figura 18.8). El área perturbada inicialmente es colonizada por microalgas rizofíticas. Estas especies de algas pronto son desplazadas por las especies pioneras de praderas marinas *Halodule wrightii.* Esta especie es finalmente desplazada por la especie más grande *Thalassia testudinum.*

Ninguna especie es competitivamente superior a otra. Las especies colonizadoras que llegan en primer lugar inhiben el establecimiento de las recién llegadas. Una vez que los colonizadores originales mueren, el lugar entonces se hace accesible a otras especies. Por lo tanto la sucesión es muy individualista, depende de las especies particulares que colonizan el lugar y del orden en el cual llegan.

En 1977, los ecólogos Joseph Connell (Universidad de California, Santa Barbara) y Ralph Slatyer (Universidad Nacional Australiana) propusieron un marco para examinar la sucesión que tiene en cuenta un amplio número de interacciones entre especies y respuestas a través de la sucesión. Ofrecieron tres modelos.

El *modelo de facilitación* establece que las especies tempranas de la sucesión modifican el ambiente de manera que se vuelve más adecuado para que las especies más tardías de la sucesión colonicen y crezcan hasta la madurez. En efecto, las especies de estadios tempranos preparan el camino para las especies de estadios tardíos, facilitando su éxito.

El *modelo de inhibición* involucra fuertes interacciones competitivas. Ninguna especie es completamente superior a otra. La primera especie que llega mantiene el lugar contra todos los invasores. Hacen que el lugar sea menos adecuado para las especies tempranas y tardías de la sucesión. Mientras viven y se reproducen, mantienen su posición. Las especies renuncian a ésta solamente cuando están dañadas o mueren, liberando el espacio a otras especies. Sin embargo, gradualmente la composición de las especies cambia mientras las especies de vida corta ceden el lugar a las de vida más prolongada.

Un tercer modelo, el *modelo de tolerancia*, sostiene que las especies más tardías de la sucesión no son inhibidas ni ayudadas por especies de estadios más tempranos. Las especies de estadios más tardíos pueden invadir un lugar recientemente expuesto, establecerse y crecer hasta la madurez en forma independiente de las especies que les preceden o continúan. Lo hacen así porque toleran un nivel más bajo de algunos recursos. Tales interacciones conducen a comunidades compuestas por aquellas especies más eficientes en la explotación de los recursos disponibles. Un ejemplo podría ser una especie muy tolerante a la sombra que podría colonizar, persistir y crecer debajo de las copas porque puede sobrevivir con un menor nivel de un recurso: la luz. En última instancia, a través del tiempo, prevalecerá una especie.

A partir del trabajo de Connell y Slatyer, la búsqueda de un modelo general de sucesión vegetal ha continuado entre los ecólogos. Aunque se han propuesto numerosas hipótesis en los últimos años, ha surgido una tendencia de pensamiento general, basada en cómo las adaptaciones y los rasgos de la vida de las especies individuales influyen sobre las interacciones entre especies y en última instancia en la distribución y abundancia de las especies bajo condiciones ambientales variables.

18.5 | La sucesión está asociada a los cambios autogénicos en las condiciones ambientales

Los cambios en las condiciones ambientales que producen cambios en las estructuras físicas y biológicas de las comunidades del paisaje son variados. Sin embargo, pueden agruparse en dos clases generales: alogénicos y autogénicos. El cambio ambiental **autogénico** es el resultado directo de los organismos dentro de la comunidad. Por ejemplo, el perfil vertical de la luz en un bosque es el resultado directo de la interceptación y reflexión de la radiación solar por parte de los árboles (véase el Apartado 5.2 y Cuantificando la ecología 5.1). Por el contrario, el cambio ambiental **alogénico** es una característica del ambiente físico. Ejemplos de éste son la disminución de la temperatura promedio con el aumento de la altura de las regiones montañosas (véase el Apartado 3.3), la disminución de la temperatura con el aumento de la profundidad en un lago u océano (véase el Apartado 4.4), o los cambios en la salinidad y profundidad del agua en ambientes costeros.

En el Apartado 18.1, definimos la sucesión como cambios en la estructura de la comunidad a través del tiempo; específicamente, cambios en la dominancia de las especies. Un grupo de especies inicialmente coloniza un área, pero mientras el tiempo avanza disminuye, para ser reemplazado por otras especies (véase Cuantificando la ecología 18.1: Cuantificando la sucesión: tasas de renovación). El hecho de encontrar este patrón general de dominancia variable en las especies mientras el tiempo avanza en la mayoría de los ambientes sugiere un mecanismo subyacente común.

Como examinamos en el apartado anterior, la sucesión de vegetales ha sido un tema importante de estudio desde el nacimiento de la ecología como ciencia. Aunque se han propuesto muchas hipótesis y modelos para explicar la sucesión, los ecólogos no han llegado a un consenso general. Un obstáculo es la diversidad de los ambientes y comunidades asociadas en las cuales se ha estudiado la sucesión. Ninguna causa única se adecua a todos los ejemplos. A pesar de esta falta de consenso, ha comenzado a surgir un modelo general de sucesión vegetal.

Un rasgo común a todas las sucesiones vegetales es el cambio ambiental autogénico. Tanto en la sucesión primaria como en la secundaria, la colonización altera las condiciones ambientales. Un ejemplo claro es la alteración de la luz ambiental. Las hojas que reflejan e interceptan la radiación solar crean un perfil de luz vertical dentro de una comunidad vegetal (véase Cuantificando la ecología 5.1). Mientras uno se traslada desde el nivel de las copas al suelo, la luz disponible para llevar a cabo el proceso de fotosíntesis disminuye. En el período inicial de colonización, hay pocas o ninguna plantas. En el caso de sucesión primaria, el lugar recientemente expuesto nunca ha sido ocupado. En el caso de sucesión secundaria, las plantas han sido destruidas o eliminadas por alguna perturbación. Bajo estas circunstancias, la disponibilidad de luz a nivel del suelo es amplia y las plántulas pueden establecerse. Mientras las plantas crecen, sus hojas interceptan la luz del Sol, reduciendo la disponibilidad de luz para las plantas más bajas. Esta reducción de la luz disponible reducirá la tasa de fotosíntesis, haciendo más lento el crecimiento de estos individuos sombreados. Suponiendo que no todas las especies de plantas realizan la fotosíntesis y crecen a la misma velocidad, aquellas especies vegetales que puedan crecer más rápido en altura tendrán acceso al recurso luz. Reducen la disponibilidad de luz para las especies de crecimiento más lento. Esta reducción de la luz permite a las especies de crecimiento rápido superar a las otras especies y dominarán el lugar. Sin embargo, al cambiar la disponibilidad de luz debajo del follaje, las especies dominantes crean un ambiente más adecuado para otras especies que más tarde las desplazarán como dominantes.

Recuerde el Capítulo 6 (Apartado 6.9) en el cual se dijo que no todas las especies vegetales responden a la variación en la disponibilidad de luz de la misma manera. Los vegetales adaptados al Sol, intolerantes a la sombra exhiben una respuesta diferente a la luz que las especies adaptadas a la sombra y tolerantes a la sombra. Las especies intolerantes a la sombra exhiben altas tasas de fotosíntesis y crecimiento en ambientes de mucha luz. En niveles de poca luz, no pueden sobrevivir (véase la Figura 6.14). Por el contrario, las especies vegetales tolerantes a la sombra exhiben tasas de fotosíntesis y de crecimiento mucho más bajas en condiciones de mucha luz pero pueden continuar con la fotosíntesis, crecimiento y supervivencia en condiciones de menos luz. Existe un compromiso fisiológico fundamental entre las características que permiten altas tasas de crecimiento bajo condiciones de mucha luz y la habilidad para continuar el crecimiento y la supervivencia bajo condiciones de sombra (véase también la Figura 6.9).

En los estadios tempranos de la sucesión de las plantas, las especies intolerantes a las sombras dominan debido a sus altas tasas de crecimiento. Las especies intolerantes a las sombras crecen hacia arriba y le hacen sombra a las de crecimiento más lento, las especies tolerantes a la sombra. Con el paso del tiempo los niveles de luz disminuyen debajo del follaje; las plántulas de las especies intolerantes a la sombra no pueden crecer y sobrevivir en condiciones de sombra. En este momento, aunque las especies intolerantes a la sombra dominan el follaje, no se reclutan nuevos individuos en sus poblaciones. Por el contrario, las especies tolerantes a la sombra pueden germinar y crecer bajo el follaje. Mientras las plantas intolerantes a la sombra que constituyen la bóveda mueren, las especies tolerantes a la sombra en el sotobosque las reemplazan.

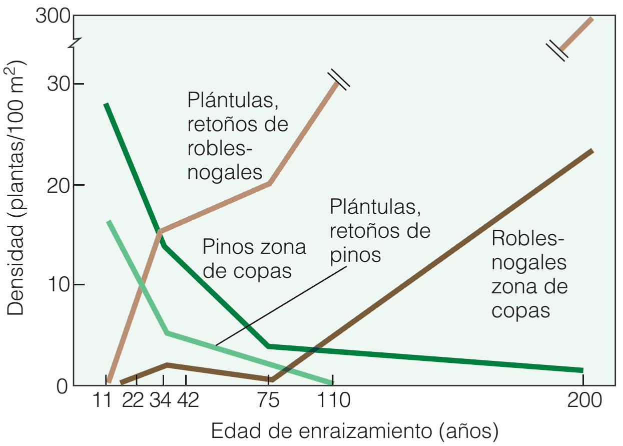


Figura 18.9 | Cambio en la dominancia de la zona de copas y sotobosque (plántulas y retoños) de pinos, robles y nogales americanos durante la sucesión secundaria en la región de Piedmont de Carolina del Norte (véase la Figura 28.6). Las especies de pinos tempranas de la sucesión inicialmente dominan el lugar. La regeneración de plántulas de pinos se reduce cuando la luz disminuye en el sotobosque. Las plántulas de robles y nogales tolerantes a la sombra se establecen bajo condiciones de luz reducidas. Mientras los árboles de pinos mueren en la zona de copas, los robles y nogales los reemplazan como especies dominantes en la bóveda vegetal. (Adaptado de Billings 1938.)

La Figura 18.9 muestra este patrón de reclutamiento de poblaciones cambiantes, mortalidad y composición de las especies a través del tiempo en la comunidad del bosque de la región Piedmont de Carolina del Norte presentado en la Figura 18.5. Las especies de pinos de crecimiento rápido, intolerantes a la sombra dominan en la sucesión temprana. Mientras el tiempo progresa, la cantidad de plántulas de nuevos pinos disminuye mientras la luz se reduce en el suelo del bosque. Ahora las especies de roble y nogal americano tolerantes a la sombra pueden establecer plántulas en las condiciones de sombra del sotobosque. Mientras los pinos de la bóveda mueren, la comunidad cambia de un bosque dominado por especies de pinos a uno dominado por robles y nogales americanos.

En este ejemplo, la sucesión es el resultado de la aptitud competitiva variable bajo condiciones ambientales autogénicamente variables. Las especies intolerantes a la sombra pueden dominar las etapas tempranas de la sucesión debido a su aptitud para crecer rápidamente en el ambiente con mucha luz. Sin embargo, mientras ocurren cambios autogénicos en la luz ambiental, la aptitud para tolerar y crecer en condiciones de sombra permite a las especies tolerantes a la sombra aumentar hasta la dominancia.

La luz no es el único factor ambiental que cambia durante el curso de la sucesión. Otros cambios autogénicos en las condiciones ambientales influyen sobre los patrones de sucesión. Las semillas de algunas especies vegetales no pueden germinar en la superficie del suelo mineral y, por consiguiente, requieren acumulación de materia orgánica en la superficie del suelo antes de que pueda producirse la germinación y el establecimiento. En el ejemplo de sucesión

Cuantificando la ecología 18.1 | *Cuantificando la sucesión: tasas de renovación*

La sucesión puede considerarse un proceso continuo de colonización (inmigración) y desplazamiento (extinción local) de especies en un lugar. El resultado es un cambio continuo en la composición de las especies a través del tiempo. Los estudios de sucesión normalmente siguen los cambios en la composición de las especies de la comunidad en intervalos regulares de tiempo. Cuando la comunidad es dominada por organismos de vida larga, como los árboles del bosque, los investigadores a menudo sustituyen tiempo por espacio y comparan la estructura de la comunidad de una serie de trazados (áreas) que difieren en la edad desde el establecimiento, al cual se le llama cronosecuencia (véase el Apartado 18.6). Cualquiera que sea el enfoque utilizado para cuantificar los cambios en la estructura de la comunidad, los investigadores hacen un censo de la comunidad a intervalos de tiempo específicos. Se utilizan varias mediciones para describir la estructura de la comunidad en cada período de observación, pero la información que comúnmente se registra es una lista de las especies presentes. La tabla de abajo contiene información sobre las especies de plantas presentes en una comunidad de campos abandonados en el centro de Minnesota durante un período

Especies	**1988**	**1989**	**1990**	**1991**	**1992**	**1993**	**1994**	**1995**	**1996**	**1997**	**1998**
Agropyron repens	x	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poa pratensis	x	x	x	0	0	0	0	0	0	0	0
Agrostis scabra	x	x	x	x	0	0	0	0	0	0	0
Ambrosia artemisifolia	0	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Berteroa incana	0	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Erigeron canadensis	0	x	x	x	x	x	x	x	x	0	0
Setaria lutescens	0	0	0	x	x	x	x	x	x	x	x
Aristida basiramea	0	0	0	x	x	x	x	x	x	0	0
Panicum oligasanthes	0	0	0	x	x	x	x	x	x	x	0
Rumex acetosella	0	0	0	x	x	x	x	x	x	x	x
Polygonum convolvalus	0	0	x	x	x	0	0	0	0	0	0
Hedeoma hispida	0	0	0	0	x	x	x	x	x	x	x
Digitariz ischaemum	0	0	0	0	0	0	x	x	x	x	x
Lepidium densiflorum	0	0	0	0	0	0	0	0	x	x	x
Solidago rigidu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	x
Tragopogan dubius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	x	x
S	3	5	6	10	9	8	8	9	10	10	9
I		3	1	4	1	0	1	1	1	2	0
E		1	0	1	1	1	0	0	0	1	1

secundaria en comunidades de praderas marinas (Figuras 18.7 y 18.8), las especies de colonización temprana funcionan para estabilizar los sedimentos y agregar materia orgánica, permitiendo la colonización más tardía de parte de otras especies.

Consideremos el ejemplo de sucesión primaria en sedimentos glaciales recientemente depositados (véase la Figura 18.5). Debido a la ausencia de un suelo bien desarrollado, hay poco nitrógeno en las superficies recientemente expuestas, lo cual restringe el establecimiento, crecimiento y supervide censos de 10 años (desde 1988 a 1998). Este conjunto de datos es típicamente recogido en estudios de sucesión vegetal. Los valores x en la tabla representan a las especies que estaban presentes en el período correspondiente del censo. Un valor 0 indica que las especies estaban ausentes. En la parte inferior de la tabla hay tres filas adicionales. La fila rotulada como *S* representa el número de especies de plantas registradas en la comunidad cada año de censo. Las hileras rotuladas como *I* y *E* son las tasas de inmigración y extinción, respectivamente, que se definirán abajo.

Dados los datos sobre cambios en la composición de especies en un lugar ¿cómo podemos caracterizar las tasas de cambio? Uno de los enfoques más comunes es calcular la tasa de renovación de especies durante cierto intervalo de tiempo. La renovación se define por las tasas de inmigración y extinción local. Durante un intervalo de tiempo dado, podemos definir la tasa de inmigración (*I*) como el número de especies que están en la comunidad en el tiempo $t + 1$ que no estaban allí en el período de tiempo previo *t*. Del mismo modo, podemos definir la tasa de extinción local (*E*) como el número de especies que estaban en la comunidad en el momento *t* pero que ya no lo están en el tiempo $t + 1$. La tasa de renovación para un intervalo de tiempo dado $[(t + 1) - t]$ puede calcularse de la siguiente forma:

Tasa de renovación entre los tiempos t y $t + 1$

Tasa de inmigración: número de especies que están en la comunidad en el momento $t + 1$ que no estaban presentes en el tiempo t

$$TO = (I + E) / (S_t + S_{t+1})$$

Tasa de extinción: número de especies que estaban en la comunidad en el tiempo t y que no están presentes en el tiempo $t + 1$

Número total de especies en la comunidad (S) en los tiempos t y $t + 1$

Por ejemplo, tres nuevas especies invadieron el campo entre 1988 y 1989, mientras que una especie que estaba presente en 1988 ya no formaba parte de la comunidad en 1989. Si utilizamos los datos presentes en la tabla anterior, podemos calcular la tasa de renovación entre los años 1988 y 1989 de la siguiente forma:

$$TO = (3 + 1) / (3 + 5) = 4/8 \text{ o } 0{,}5$$

Los valores del índice oscilarán entre 0, cuando no hay ganancia neta o pérdida de especies durante el período de tiempo, a 1,0, cuando todas las especies son reemplazadas durante el intervalo. Al multiplicar el valor por 100, podemos expresar la tasa de renovación como porcentaje.

En la siguiente tabla, se han calculado los valores de renovación (*TO*) para los primeros tres intervalos de tiempo. Utilice la tabla para responder a las preguntas que siguen.

Año	***TO***
1988-1989	0,5
1989-1990	0,27
1990-1991	0,38
1991-1992	
1992-1993	
1993-1994	
1994-1995	
1995-1996	
1996-1997	
1997-1998	

1. Calcule la tasa de renovación para los intervalos de tiempo restantes en la tabla presentada arriba.
2. ¿Cómo cambia la tasa de renovación a través del tiempo?

vencia de la mayoría de las especies vegetales. Sin embargo, aquellas especies de plantas terrestres que tienen una asociación mutualista con bacterias fijadoras de nitrógeno *Rhizobium* pueden crecer y dominar el lugar (véase el Apartado 15.11, Figura 15.9). Estas plantas proporcionan una fuente de carbono (alimento) a las bacterias que habitan sus sistemas radiculares. A su vez, la planta tiene acceso al nitrógeno atmosférico fijado por las bacterias. Los alisos, que colonizan sedimentos glaciales recientemente expuestos en Glaciar Bay, son una de esas especies vegetales (véase la Figura 18.5c).

Mientras los arbustos individuales de alisos pierden sus hojas o mueren, el nitrógeno que contienen es liberado al suelo a través de la descomposición (Figura 18.10; véase también el Capítulo 20). Ahora otras especies de plantas pueden colonizar el lugar. Debido a que el nitrógeno está cada vez más disponible en el suelo, las especies que no tienen el costo añadido de la asociación mutualista y exhiben tasas de crecimiento y reclutamiento más rápidas empiezan a dominar el lugar. Como en el ejemplo del bosque de Piedmont, la sucesión es un resultado del cambio autogénico en el ambiente y de las aptitudes competitivas relativas de las especies que colonizan el lugar.

La naturaleza exacta de la sucesión varía de una comunidad a otra e implica un número de interacciones entre especies y respuestas que incluyen la facilitación, competencia, inhibición y diferencias en las tolerancias ambientales. Sin embargo, en todos los casos, el rol de los cambios autogénicos temporales en las condiciones ambientales y la respuesta diferencial de las especies a tales cambios son características clave de la dinámica de la comunidad.

18.6 | Cambios en la diversidad de las especies durante la sucesión

Además de los cambios en la dominancia de las especies, los patrones de diversidad de especies vegetales cambian durante el curso de la sucesión. Se han investigado los patrones de diversidad a través de la sucesión comparando lugares dentro de un área que están en diferentes estadios de sucesión; tales conjuntos de lugares se conocen como cronoseries o **cronosecuencias.** Los estudios de sucesión secundaria en comunidades de campos abandonados han demostrado que la diversidad de las especies aumenta con la edad del lugar (tiempo desde el abandono). El ecólogo vegetal Robert Whittaker observó un patrón temporal diferente de diversidad de especies para lugares en Nueva York (Figura 18.11). La diversidad de las especies aumenta en los estadios herbáceos tardíos y después disminuye en los estadios de arbusto. Luego la diversidad de las especies aumenta de nuevo en el bosque joven, y solamente disminuye mientras el bosque envejece.

Los procesos de colonización y reemplazamiento de especies impulsan la sucesión. Para comprender los patrones variables de riqueza y diversidad de especies durante la sucesión, es necesario comprender cómo estos dos procesos varían con el tiempo. La colonización aumenta la riqueza de las especies. El reemplazamiento de las especies generalmente es el resultado de la competencia o una incapacidad de las especies de tolerar las condiciones ambientales cambiantes. El reemplazamiento de especies actúa para reducir la riqueza de las especies.

Durante las fases tempranas de la sucesión, la diversidad aumenta mientras nuevas especies colonizan el lugar. Sin embargo, mientras el tiempo avanza, éstas son desplazadas, reemplazadas como dominantes por especies de creci-

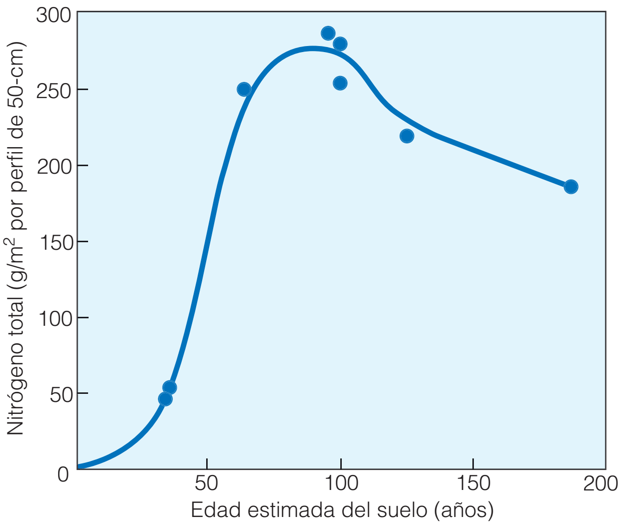


Figura 18.10 | Cambios en el nitrógeno del suelo durante la sucesión primaria en el Parque Nacional Glaciar Bay desde que la retirada del glaciar expuso la superficie para la colonización por plantas. Inicialmente, la ausencia virtual de nitrógeno limita la colonización del lugar se de unicamente por los alisos, los que tienen una asociación mutualista con las bacterias *Rhizobium* que les permite acceder al nitrógeno atmosférico. Mientras se descompone la hojarasca vegetal, el nitrógeno es liberado al suelo mediante la mineralización. Con el aumento de la materia orgánica del suelo y los niveles de nitrógeno, otras especies de plantas pueden colonizar el lugar y desplazar a los alisos (véase la Figura 18.5). (Adaptado de Oosting 1942.)

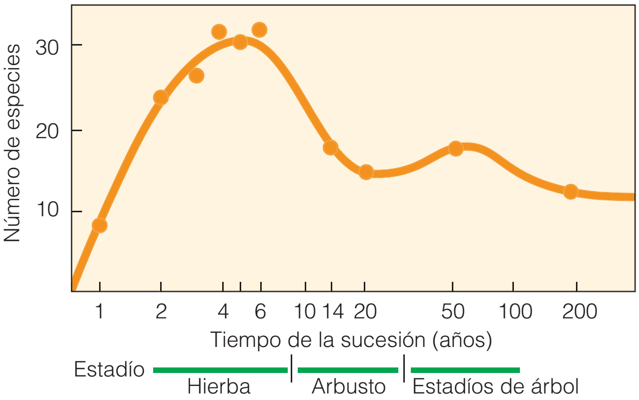


Figura 18.11 | Cambios en la diversidad vegetal durante la sucesión secundaria en un bosque de robles-pinos en Brookhaven, Nueva York. La diversidad se mide como riqueza de especies en muestras de 0,3 ha. La riqueza de las especies aumenta en los estadios herbáceos tardíos, se reduce en el estadio de arbusto, aumenta de nuevo en los estadios de bosques tempranos y disminuye posteriormente. Los picos de la diversidad corresponden a los períodos de transición entre estos estadios, donde las especies de ambos estadios están presentes en el lugar. (Adaptado de Whittaker 1975, Whittaker y Woodman 1968.)

miento más lento y más tolerantes a la sombra. El punto máximo en la diversidad durante los estadios medios de la sucesión corresponde al período de transición, después de la llegada de especies más tardías en la sucesión pero antes de la reducción (reemplazo) de especies tempranas en la sucesión. Los dos picos de la diversidad observados en la Figura 18.11 corresponden a las transiciones entre los estadios dominados por herbáceas y arbustos, cuando ambos grupos de plantas estaban presentes y la transición entre los estadios temprano y tardío de plantas leñosas de la sucesión. La diversidad de especies se reduce cuando las especies de árboles intolerantes a la sombra desplazan a los árboles y arbustos más tempranos en la sucesión. La tasa a la cual ocurre el desplazamiento está influenciada por las tasas de crecimiento de las especies involucradas en la sucesión. Si las tasas de crecimiento son lentas, el proceso avanzará lentamente, si las tasas de crecimiento son rápidas, el proceso de desplazamiento ocurrirá más rápidamente. Esta observación condujo a Michael Huston, un ecólogo del Laboratorio Nacional Oak Ridge, a concluir que los patrones de diversidad a través de la sucesión variarán con las condiciones ambientales (la disponibilidad de recursos, en particular) que influyen directamente en las tasas de crecimiento vegetal. Al hacerse más lenta la tasa de crecimiento poblacional de los competidores que finalmente desplazarán a las especies más tempranas en la sucesión, el período de coexistencia se alarga y la diversidad de las especies se mantendrá alta (Figura 18.12). Esta hipótesis tiene la interesante consecuencia de predecir la mayor diversidad a niveles bajos e intermedios de disponibilidad de recursos extendiendo el período en el cual las especies coexisten (véase el Apartado 17.7).

La perturbación puede tener un efecto similar al efecto de las tasas de crecimiento reducidas al prolongar el período durante el cual coexisten las especies. En el sentido más simple, la perturbación actúa para reajustar el reloj de la sucesión (Figura 18.13). Reduciendo o eliminando las poblaciones vegetales, el lugar nuevamente es colonizado por las especies tempranas de la sucesión y el proceso de colonización y de reemplazamiento de especies comienza de nuevo. Si la frecuencia de perturbaciones (definidas por el intervalo de tiempo entre perturbaciones es alta (véase el Capítulo 19), entonces las especies más tardías de la sucesión nunca tendrán la oportunidad de colonizar el lugar. Bajo este escenario, la diversidad permanecerá baja. En ausencia de perturbación, las especies más tardías de la sucesión finalmente desplazarán a las especies más tempranas de la sucesión y la diversidad de las especies se reducirá. En una frecuencia de perturbación intermedia, puede producirse colonización, pero el desplazamiento competitivo se mantendrá al mínimo. El patrón de alta diversidad en frecuencias intermedias de perturbación fue propuesto de forma independiente por Michael Huston y por Joseph Connell de la Universidad de California en Santa Barbara y se denomina **hipótesis de las perturbaciones intermedias**.

18.7 | La sucesión implica a especies heterótrofas

Aunque nuestra discusión y ejemplos de sucesión hasta el momento se han centrado en los cambios temporales

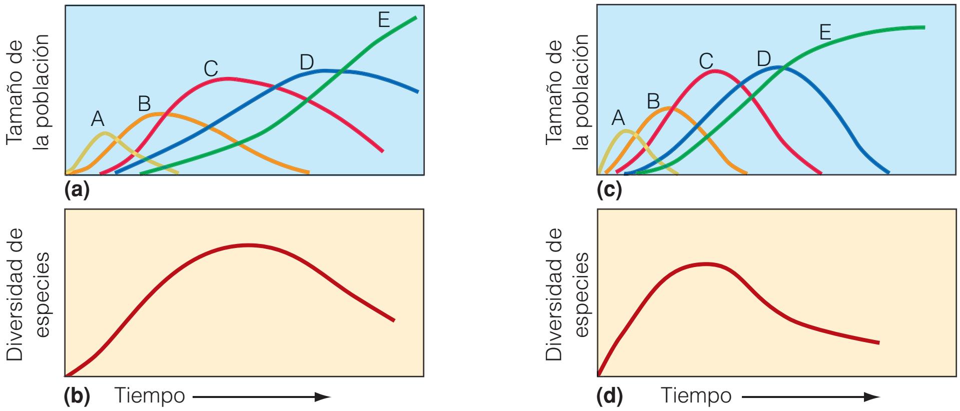


Figura 18.12 | **(a)** Sucesión hipotética que afecta a cinco especies de plantas (A-E) y **(b)** patrón temporal asociado de diversidad de especies. Observe que la diversidad de las especies aumenta inicialmente mientras nuevas especies colonizan el lugar. Sin embargo, mientras las condiciones ambientales de cambios autogénicos y la competencia producen el desplazamiento de las especies tempranas de la sucesión, la diversidad se reduce. **(c)** Cuando las tasas de crecimiento de las cinco especies se duplican, la sucesión avanza más rápidamente y **(d)** el patrón de diversidad de las especies refleja el comienzo más temprano de la competencia y el desplazamiento más rápido de las especies de la sucesión temprana. Como resultado, el período en el cual la diversidad de especies está en su punto máximo es reducido. (Adaptado de Huston 1994.)

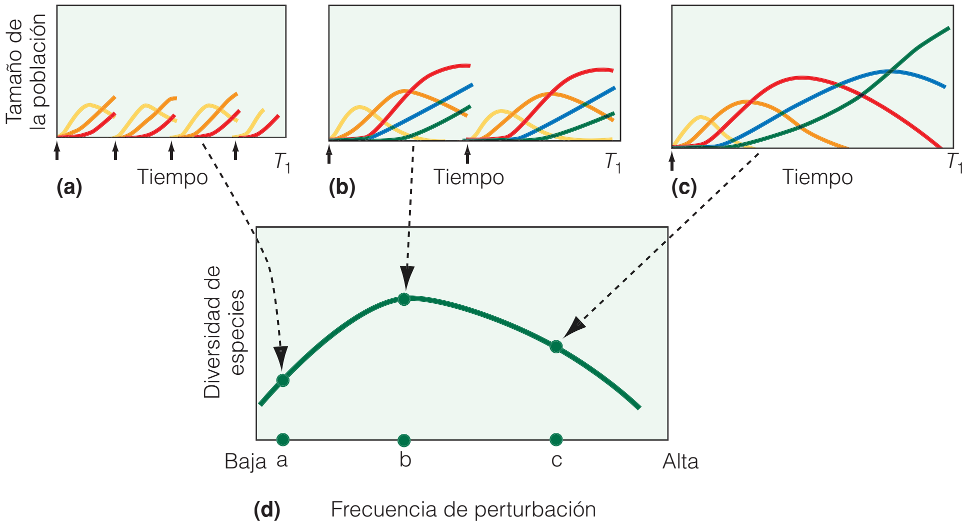


Figura 18.13 | Los patrones de sucesión de las cinco especies hipotéticas de plantas observados en la Figura 18.12 bajo tres niveles de frecuencia de perturbaciones: frecuente, intermedia y sin perturbación. El tiempo de perturbación se indica con una flecha sobre el eje *x* (tiempo). Observe las diferencias en la composición y diversidad de las especies en el tiempo T_1 en el eje *x*. **(a)** Con una alta frecuencia de perturbación, la ausencia de especies más tardías de la sucesión reduce la diversidad global. **(b)** Con una frecuencia intermedia de perturbación, todas las especies coexisten y la diversidad está en su punto máximo. **(c)** Cuando no existe perturbación, las especies más tardías de la sucesión finalmente desplazan a las especies más tempranas de la sucesión y nuevamente la diversidad es baja. **(d)** La forma general de la relación entre la diversidad de las especies y la frecuencia de perturbación es una curva en forma de montículo con la diversidad máxima con perturbaciones con frecuencia y magnitud intermedias. Los tres ejemplos presentados en (a)-(c) se identifican en el eje *x*. (Adaptado de Huston 1994.)

en el componente autótrofo de la comunidad (sucesión vegetal), también ocurren cambios en el componente heterótrofo. Un ejemplo muy bien estudiado es la sucesión de las comunidades heterótrofas implicadas en la descomposición. Los árboles muertos, cadáveres de animales y excrementos forman sustratos en los cuales existen comunidades de organismos que participan en la descomposición. Dentro de estas comunidades, grupos de vegetales y animales se suceden entre sí en un proceso de colonización y reemplazamiento. En estos casos, la sucesión se caracteriza por la dominancia temprana de hongos e invertebrados que se alimentan de materia orgánica muerta. La energía y los nutrientes disponibles son muy abundantes en los estadios tempranos de la sucesión y se reducen a un ritmo constante mientras avanza la sucesión.

Cuando un vendaval arranca o rompe un árbol, el árbol caído se transforma en la plataforma para la sucesión de plantas y animales colonizadores hasta que el tronco se convierte en parte del suelo del bosque. El árbol recién caído, su corteza y madera intactas, es una fuente rápida de refugio y nutrientes. Los primeros en explotar este recurso son los escarabajos de la corteza y los escarabajos perforadores de madera que taladran la corteza y se alimentan de la corteza interior y del cámbium y lo reducen a excrementos (heces) y fragmentos y realizan galerías de túneles en los cuales depositan sus huevos. Los adultos y las larvas perforan más túneles mientras se alimentan. Los escarabajos *Ambrosia* excavan túneles en la albura, creando galerías en las cuales crecen los hongos. Los túneles proporcionan un pasillo, y los excrementos y madera ablandada forman un sustrato para las bacterias. La corteza aflojada sirve de refugio a insectos depredadores: ciempiés, ácaros, pseudoescorpiones y escarabajos. Mientras avanza la descomposición, la madera ablandada mantiene más humedad, pero se han agotado los nutrientes accesibles, dejando atrás compuestos más complejos, resistentes a la descomposición. Los artrópodos pioneros se trasladan a otros troncos. Los hongos que pueden digerir la celulosa y la lignina permanecen (véase el Capítulo 20). Musgos y líquenes encuentran en la madera blanda un hábitat ideal. Las plántulas también echan raíces en los troncos ablandados y sus raíces penetran el duramen, brindando un camino para el crecimiento de hongos en la profundidad del tronco.

Al final, el tronco se rompe en trozos de bloques blandos, marrón claro, y la corteza y la albura desaparecen. En este estadio avanzado de descomposición, el tronco proporciona la más amplia variedad de microhábitats y la máxima diversidad de especies. Los invertebrados de muchos tipos encuentran refugio en las aberturas y pasajes; las salamandras y ratones excavan túneles y se tras-

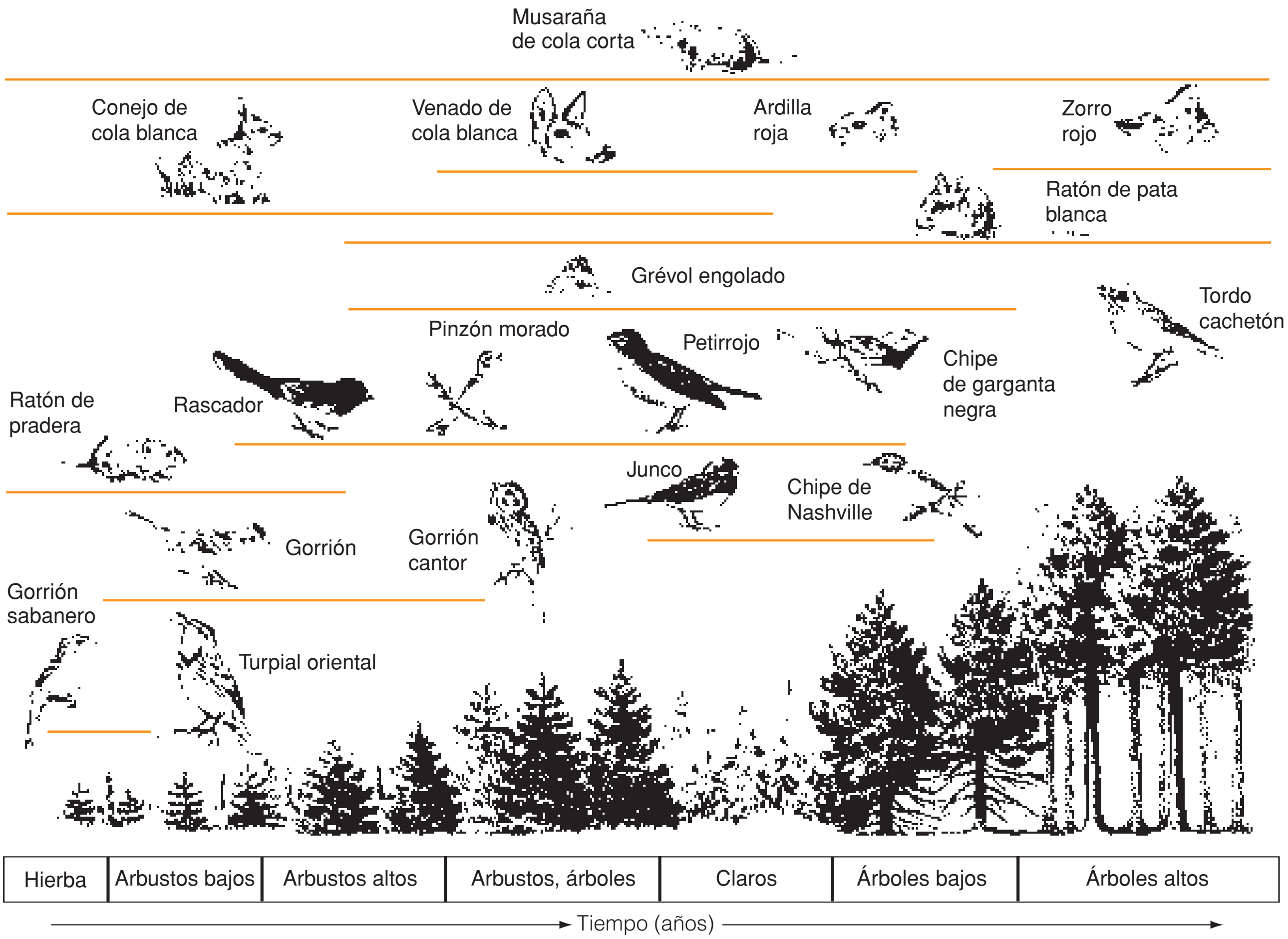

Musaraña de cola corta
Conejo de cola blanca
Venado de cola blanca
Ardilla roja
Zorro rojo
Ratón de pata blanca
Grévol engolado
Tordo cachetón
Pinzón morado
Petirrojo
Chipe de garganta negra
Ratón de pradera
Rascador
Junco
Chipe de Nashville
Gorrión
Gorrión cantor
Gorrión sabanero
Turpial oriental
Hierba
Arbustos bajos
Arbustos altos
Arbustos, árboles
Claros
Árboles bajos
Árboles altos
Tiempo (años)

Figura 18.14 | Cambios en la composición de especies animales que habitan varias etapas de la sucesión vegetal, desde claros hasta el bosque de coníferas, en el centro del estado de Nueva York. Las especies aparecen y desaparecen según cambia la densidad y la altura de la vegetación. Las líneas marrones representan el rango de vegetación (estadios) que habitan las especies asociadas.

ladan dentro de la madera podrida. Hongos y otros microorganismos abundan y numerosas especies de ácaros se alimentan de la madera en descomposición y de los hongos. Por último, el tronco se desmorona en un montículo marrón rojizo semejante a un mantillo de material de lignina resistente a la descomposición, sus nutrientes y energía están totalmente agotados. El árbol se incorpora al suelo.

Mientras avanza la sucesión vegetal, los cambios en la estructura y composición de la vegetación producen cambios en la vida animal que depende de la vegetación como hábitat (Figura 18.14). Cada estadio de la sucesión tiene su propia fauna distintiva. Debido a que la vida animal a menudo recibe más la influencia de las características estructurales que de la composición de las especies (véase el Capítulo 8), los estadios de la sucesión de la vida animal pueden no corresponder con los estadios identificados por los ecólogos de la vegetación.

Durante la sucesión vegetal, los animales pueden perder rápidamente sus hábitats por los cambios en la vegetación. Al Este de Norteamérica, las praderas y campos abandonados soportan alondras, ratones de las praderas y gorriones chapulines. Cuando las plantas leñosas, tanto árboles como arbustos jóvenes, colonizan, aparece un nuevo elemento estructural. Los animales de la pradera desaparecen rápidamente y toman el mando animales de las formaciones arbustivas. Toquí pinto, maulladores y jilgueros canarios reclaman los matorrales y los ratones de las praderas ceden el lugar a los ratones de pies blancos. Mientras avanza el crecimiento de plantas leñosas y la bóveda se cierra, las especies de los matorrales se reducen y son reemplazados por aves e insectos de la bóveda del bosque. Mientras avanza la sucesión, la estructura vertical se vuelve más compleja. Aparecen nuevas especies, como las ardillas de los árboles, carpinteros y aves del sotobosque como los chipes encapuchados y chipes sueleros.

18.8 | Se producen cambios sistemáticos en la estructura de la comunidad como resultado del cambio ambiental alogénico en distintas escalas de tiempo

Hasta el momento los focos de la sucesión han sido los variados patrones de la estructura de la comunidad en respuesta a los cambios autogénicos en las condiciones ambientales, cambios que ocurren en escalas de tiempo relacionadas con el establecimiento y el crecimiento de la vegetación. Sin embargo, los cambios ambientales puramente abióticos (alogénicos) pueden producir patrones de sucesión en escalas de tiempo que se extienden desde días a milenios o más. Es improbable que las fluctuaciones en el ambiente que ocurren repetidamente durante la vida de un organismo influyan en los patrones de sucesión entre especies con ese período de vida general. Por ejemplo, las fluctuaciones anuales en la temperatura y precipitaciones influirán sobre las respuestas relativas al crecimiento de diferentes especies en la comunidad de un bosque o pradera (véase la Figura 13.5), pero tendrá poca influencia sobre los patrones generales de sucesión secundaria señalados en la Figura 18.2. Por el contrario, es probable que los cambios en las condiciones ambientales que ocurren durante períodos igualmente o más prolongados que el período de vida de los organismos produzcan cambios sucesionales en la dominancia de las especies. Por ejemplo, los cambios estacionales de la temperatura, fotoperiodos e intensidad de la luz producen una sucesión conocida de fitoplancton dominante en lagos de agua dulce que se repite con muy pocas variaciones cada año. La sucesión estacional de fitoplancton en el Lago Lawrence, un pequeño lago templado de Michigan, se presenta en la Figura 18.15. Los períodos de dominancia se relacionan con la temperatura, los nutrientes y las necesidades de luz óptimas de las especies. La competencia y los patrones estacionales de depredación por parte del zooplancton herbívoro también interactúan para influir en los patrones temporales de composición de las especies.

En una escala de tiempo mucho más larga de décadas a siglos, los patrones de deposición de sedimentos pueden tener una mayor influencia sobre la dinámica de la sucesión de las comunidades de los estuarios costeros. Los pantanos del Río Fal en Cornwall, Inglaterra, se han expandido hacia el mar unos 800 m durante el último siglo. La expansión hacia el mar es el resultado de la deposición de limo que reduce la profundidad del agua. Hacia la tierra, especies de plantas forestales colonizan los pantanos, conduciendo a una secuencia de la sucesión del pantano a bosque en el transcurso del tiempo.

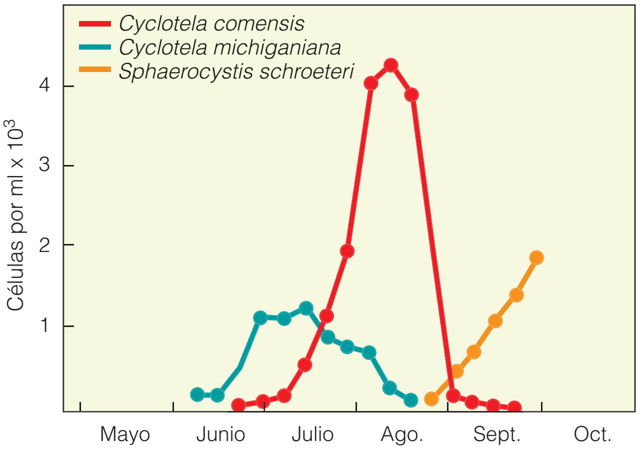


Figura 18.15 | Cambios temporales en la abundancia de especies de fitoplancton dominantes durante el período de mayo a octubre en el Lago Lawrence, Michigan (1979). Los tiempos medios entre generaciones de las especies varían entre 1 y 10 días. (Adaptado de Crumpton y Wetzel 1982.)

Un patrón similar de transición a largo plazo en la estructura de las comunidades como resultado de la deposición de sedimento ocurre en los ambientes de agua dulce. Las lagunas y lagos pequeños actúan como una cuenca de asentamiento para la entrada de sedimento desde la cuenca circundante. Estos sedimentos forman una capa limosa que proporciona un sustrato para plantas acuáticas enraizantes como el alga verde ramificada, *Chara* y las espigas de agua. Estas plantas unen la matriz suelta de los sedimentos del fondo y añaden en esencia una acumulación de materia orgánica. El rápido aumento de materia orgánica y sedimentos reduce la profundidad del agua y aumenta la colonización de la cuenca con vegetación sumergida y emergente. Eso, sucesivamente, enriquece el agua con nutrientes y materia orgánica. Este enriquecimiento estimula aún más el crecimiento vegetal y la sedimentación y expande el área de la superficie disponible para la colonización de especies más grandes de plantas que se enraizan a los sedimentos. Finalmente, el sustrato, que soporta la vegetación acuática, como los carrizos y las espadañas, se desarrolla dando una zona pantanosa. Mientras el drenaje mejora y aumenta el nivel de la tierra, las plantas acuáticas desaparecen. Las plantas de los pantanos entran y forman áreas pantanosas en bosques y praderas. Dependiendo de la región, el área puede pasar a ser una pradera, un bosque pantanoso de caducifolios o coníferas o una turbera.

En una escala de tiempo aún más larga, los cambios en el clima regional tienen influencia directa sobre la dinámica temporal de las comunidades. La distribución de cambios de las especies de árboles y comunidades del bosque durante los 18.000 años que siguieron a la última glaciación en el Este de Norteamérica es un ejemplo del largo plazo de los cambios alogénicos del ambiente que pueden influir directamente sobre los patrones de sucesión y zonación a escalas locales, regionales y hasta globales.

18.9 | La estructura de la comunidad cambia con el tiempo geológico

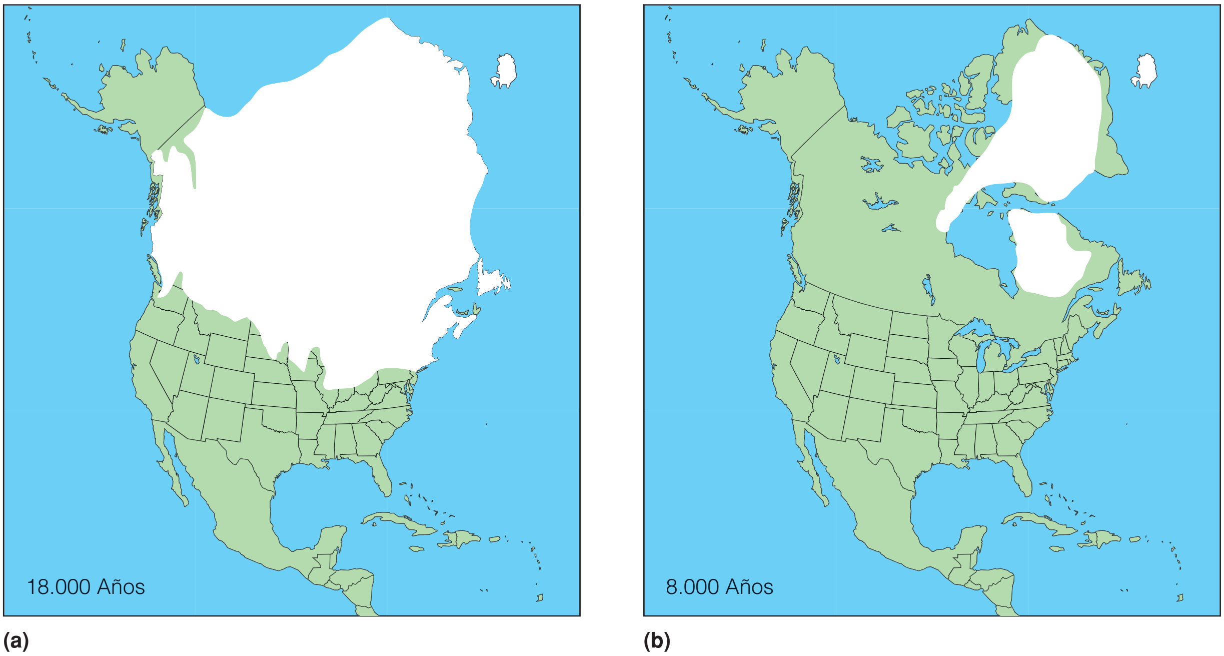
Desde su principio hace unos 4.600 millones de años, La Tierra ha cambiado profundamente. Las masas de tierra emergieron y se separaron en continentes. Se formaron y erosionaron montañas, los mares se elevaron y bajaron, y las capas de hielo avanzaron y cubrieron grandes extensiones de los hemisferios Norte y Sur y luego se retiraron. Todos estos cambios afectaron el clima y otras condiciones ambientales desde una región de la Tierra a otra. Muchas especies de plantas y animales evolucionaron, desaparecieron y fueron reemplazadas por otras. Mientras cambiaban las condiciones ambientales, también lo hicieron la distribución y la abundancia de especies vegetales y animales.

Los registros de las plantas y animales que componían las comunidades pasadas permanecen enterrados como fósiles: huesos, exoesqueletos de insectos, partes de plantas y granos de polen. El estudio de la distribución y abundancia de organismos antiguos y su relación con el medioambiente es la **paleoecología**. La clave de las distribuciones actuales de animales y vegetales a menudo puede encontrarse en los estudios paleoecológicos. Por ejemplo, los paleoecólogos han reconstruido la distribución de las plantas en el Este de Norteamérica después de la última glaciación del Pleistoceno.

El Pleistoceno fue una época de grandes fluctuaciones climáticas en todo el mundo. Por lo menos cuatro veces en Norteamérica y tres veces en Europa, las capas de hielo avanzaron y se retiraron. Con cada movimiento, la biota se retiró y avanzó nuevamente con una mezcla de especies algo diferentes.

Cada período glacial fue seguido por un período interglacial. Las oscilaciones climáticas de cada período interglacial tuvieron dos estadios principales: frío y templado. Durante el estadio frío, la vegetación de tipo tundra (véase el Apartado 23.9) dominó el paisaje. Mientras los glaciares se retiraban, avanzaron árboles del bosque que necesitan luz como el abedul (*Betula* spp.) y el pino. Luego, mientras el suelo mejoraba y el clima se calentaba, estos árboles fueron reemplazados por especies más tolerantes a la sombra como el roble y el fresno (*Fraxinus* spp.). Mientras el siguiente período glacial comenzaba a desarrollarse, especies como el abeto (*Abies* spp.) y la picea (*Picea* spp.) se hicieron cargo del bosque. En ese tiempo, tanto el clima como el suelo comenzaron a deteriorarse. Los brezos comenzaron a dominar la vegetación y las especies del bosque desaparecieron.

La última gran capa de hielo, la Laurentiana, alcanzó su máximo avance aproximadamente hace 20.000 a 18.000 años durante el estadio de glaciación de Wisconsin en Norteamérica (Figura 18.16). Canadá estaba bajo el hielo. Un angosto cinturón de tundra de aproximadamente 60 a 100 km de ancho rodeaba el borde de la capa de hielo y probablemente se extendía hacia el Sur en los altos Apalaches. Los bosques boreales, dominados por piceas y pino de banks (*Pinus banksiana*), cubrieron la mayor parte del Este y centro de Estados Unidos hasta el Oeste de Kansas.



(a) **(b)**

Figura 18.16 | Distribución de las capas de hielos glaciares en el continente Norteamericano hace 18.000 **(a)** y 8.000 **(b)** años.

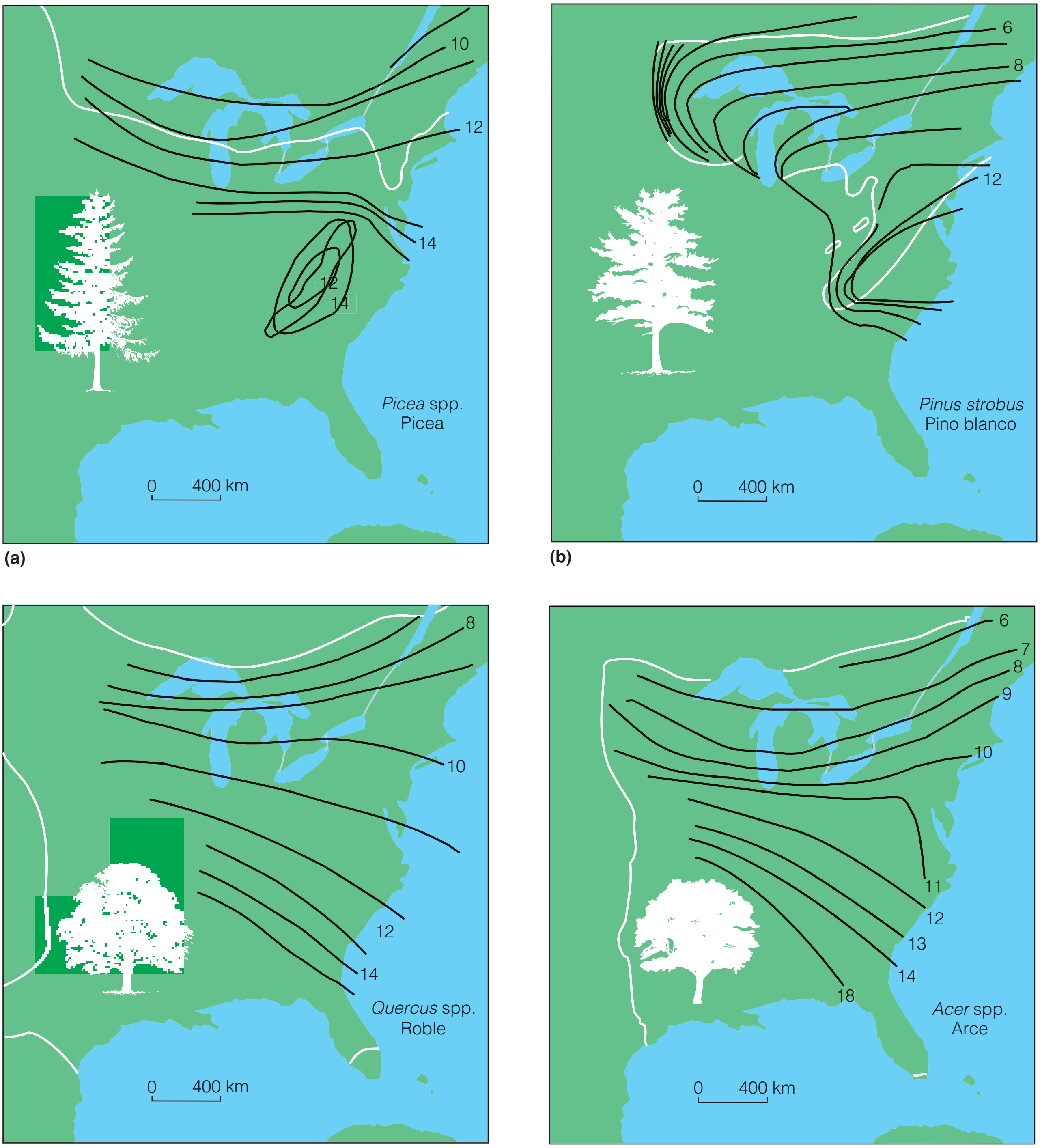

10
12
14
12
14
Picea spp.
Picea
0 400 km
(a)
6
8
12
Pinus strobus
Pino blanco
0 400 km
(b)
8
10
12
14
Quercus spp.
Roble
0 400 km
(c)
6
7
8
9
10
11
12
13
14
18
Acer spp.
Arce
0 400 km
(d)

Figura 18.17 | Migración posterior al período glaciar de cuatro géneros de árboles: **(a)** Picea, **(b)** pino blanco, **(c)** roble y **(d)** arce. Las líneas oscuras representan los límites de avance de las poblaciones en expansión hacia el Norte. Las líneas blancas indican los límites de los rangos actuales. Los números son en miles de años antes del presente. (Adaptado de Davis 1981.)

Mientras el clima se volvía más cálido y la capa de hielo se retiraba hacia en Norte, y especies de plantas colonizaban las áreas antes cubiertas por el hielo. Los mapas de la Figura 18.17 reflejan los avances de cuatro géneros principales de árboles en el Este de Norteamérica después de la retirada de la capa de hielo. Margaret Davis, de la Universidad de Minnesota, desarrolló estos mapas basándose en los patrones de deposición de polen en matrices de sedimentos tomadas de los lagos del Este de Norteamérica. Al examinar la presencia y la cantidad de polen depositado en las capas de sedimento y con la determinación de los sedimentos por carbono radiactivo, pudo obtener un cuadro de la dinámica espacial y temporal de las comunidades de árboles durante los últimos 18.000 años.

Estos análisis identifican plantas a nivel de género más que de especie porque, en muchos casos, no podemos identificar especies por los granos de polen. Observe que la velocidad a la cual diferentes géneros y probablemente especies expandieron su distribución hacia el Norte con la retirada del glaciar es considerablemente diferente. Las diferencias en las tasas de expansión de sus distribuciones muy probablemente se deban a las diferencias en las respuestas a la

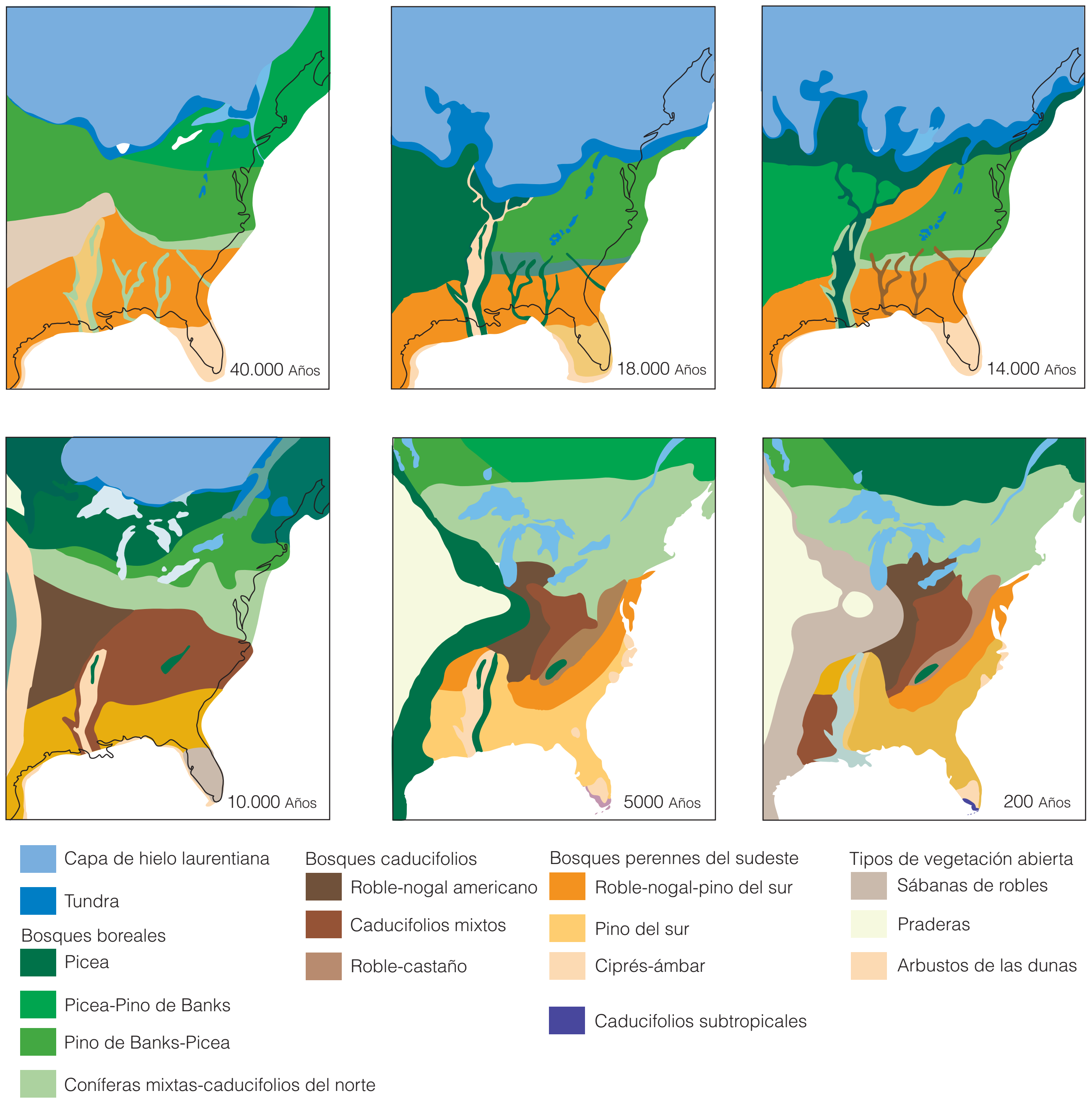

40.000 Años
18.000 Años
14.000 Años
10.000 Años
5000 Años
200 Años
Capa de hielo laurentiana
Tundra
Bosques boreales
Picea
Picea-Pino de Banks
Pino de Banks-Picea
Coníferas mixtas-caducifolios del norte
Bosques caducifolios
Roble-nogal americano
Caducifolios mixtos
Roble-castaño
Bosques perennes del sudeste
Roble-nogal-pino del sur
Pino del sur
Ciprés-ámbar
Caducifolios subtropicales
Tipos de vegetación abierta
Sábanas de robles
Praderas
Arbustos de las dunas

Figura 18.18 | **Cambios en la distribución de comunidades vegetales durante y después de la retirada de la capa de hielo de Wisconsin; los cambios se reconstruyeron según el análisis del polen en lugares de todo el Este de Norteamérica.** (Adaptado de Delcourt y Delcourt 1981.)

temperatura de parte de las especies, las distancias y velocidades a las cuales pueden dispersarse las semillas y las interacciones entre especies. La consecuencia es que, durante los últimos 18.000 años, la distribución y abundancia de especies y la subsiguiente estructura de comunidades del bosque en el Este de Norteamérica han cambiado drásticamente (Figura 18.18).

18.10 | Volver al concepto de comunidad

Nuestra discusión inicial de los procesos que influyen en la estructura y dinámica de la comunidad comparó dos consideraciones de la comunidad. La consideración organísmica de Clements hizo hincapié en la comunidad como entidad constituida por especies interdependientes. Por el contrario, en el punto de vista individualista o continuo, la comunidad es un concepto arbitrario. Cada especie responde de forma independiente a las características subyacentes del ambiente. La investigación revela que, como la mayoría de los debates polarizados, la realidad reside en algún lugar en el medio y nuestros puntos de vista a menudo están coloreadas por nuestra perspectiva. La comunidad organísmica es un concepto especial. Mientras permanecemos en el bosque, vemos una variedad de especies de plantas y animales que interactúan e influyen en la estructura global del bosque. La visión continua es un concepto de población, que se focaliza en la respuesta de las especies componentes a las características subyacentes del ambiente. Un ejemplo simple se presenta en la Figura 18.19 y representa un transecto por una montaña en un área con cuatro especies de plantas presentes. Las distribuciones de las cuatro especies vegetales se presentan en dos formas. En una, las distribuciones de especies se trazan como función de una altura o elevación. Observe que las cuatro especies muestran un continuo de especies que se reemplazan en forma regular entre sí en una secuencia de A, B, C y D con el aumento de la altitud: un punto de vista muy similar al presentado para el punto de vista individualista de las comunidades. Un segundo punto de vista de las distribuciones de especies es una función de la distancia a lo largo del gradiente de altura (ladera de la montaña). Mientras avanzamos hacia arriba por la ladera, las distribuciones de las cuatro especies no son continuas. Como resultado, una cantidad de asociaciones de especies podrían reconocerse mientras caminamos a lo largo del transecto. Estas asociaciones se identifican con

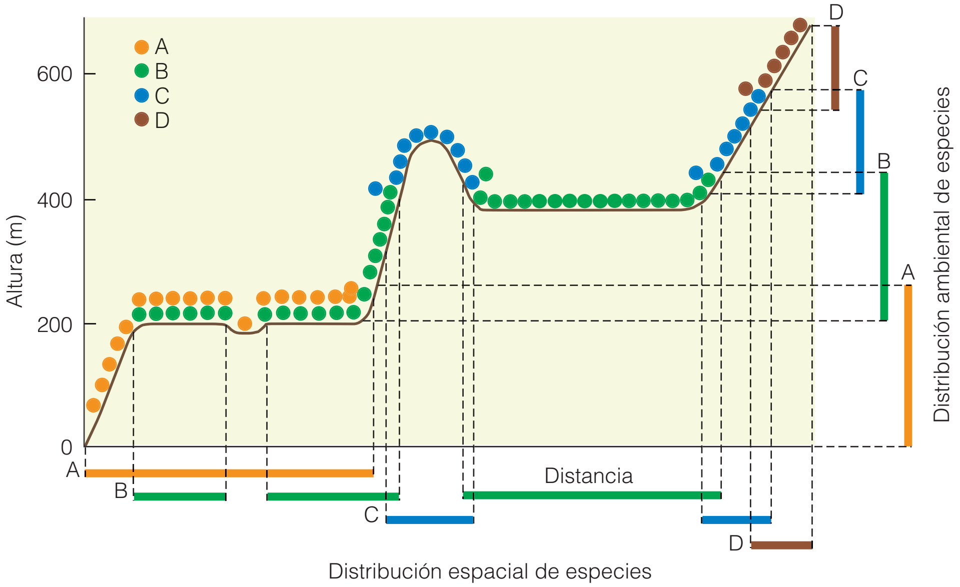


Figura 18.19 | Patrones de concurrencia para cuatro especies de plantas en un paisaje a lo largo de un gradiente de altitud. Las distribuciones ambientales de las cuatro especies se presentan en dos formas: (1) como distribuciones espaciales de las especies a lo largo de un transecto por altitud la montaña y (2) como función de su respuesta a la altitud. Observe que las respuestas de las especies al gradiente de altitud son continuas, pero sus distribuciones espaciales a lo largo del transecto son discontinuas. Los patrones de la composición de las especies a lo largo del gradiente de la montaña son resultado del patrón espacial de las condiciones ambientales (altitud) y de las respuestas individuales de las especies. Las respuestas de las especies al gradiente ambiental son consecuentes con la visión individualista o continua de las comunidades propuesta por Gleason (véase la Figura 16.11b). Sin embargo, los patrones consecuentes de concurrencia de las especies a través del paisaje son función de la distribución espacial de las condiciones ambientales. Los patrones repetibles de concurrencia de especies en hábitats similares concuerdan con la idea de asociaciones vegetales sustentada por Clements (véase la Figura 16.11a). (Adaptado de Austin y Smith 1989.)

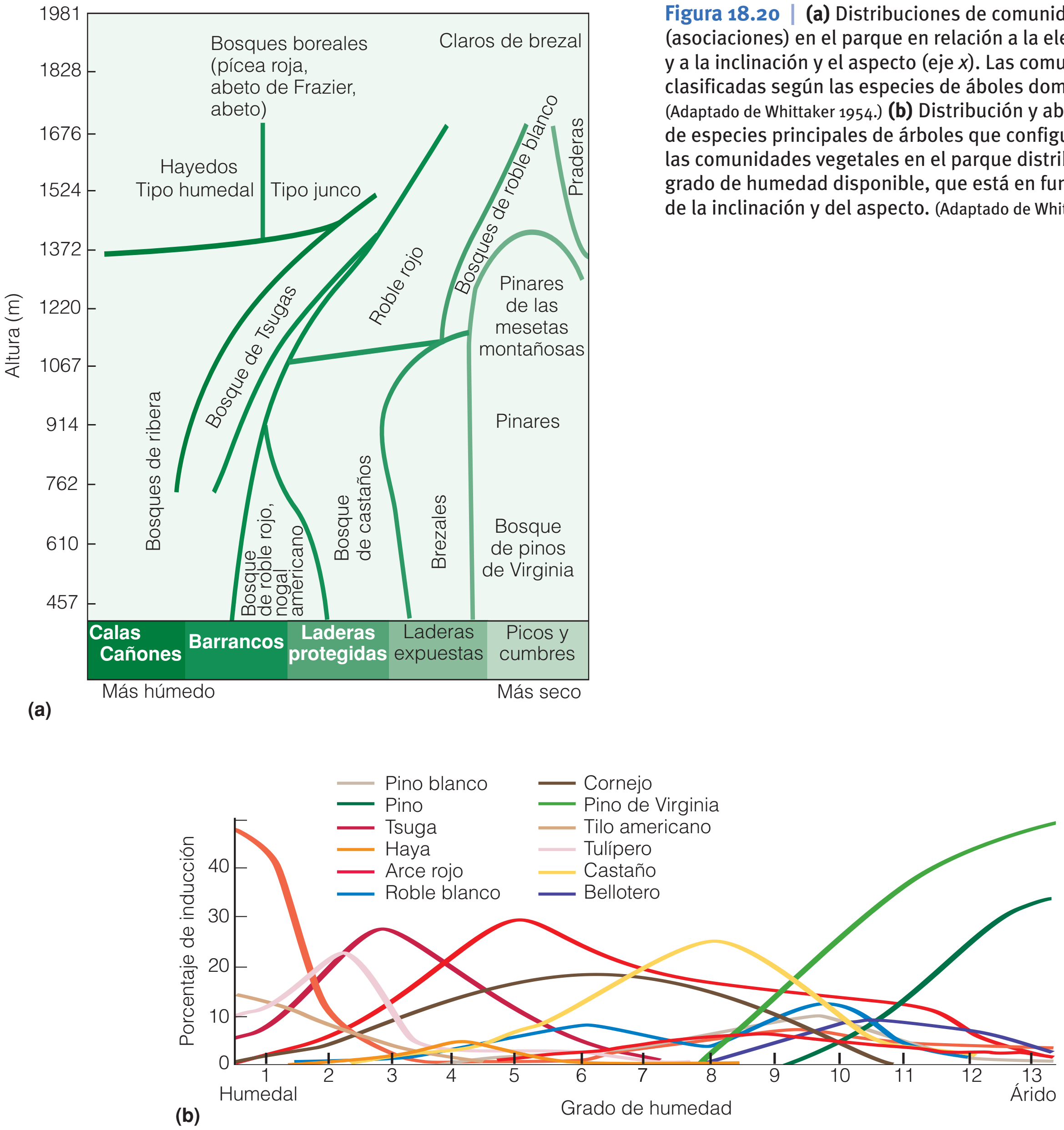


Figura 18.20 | **(a)** Distribuciones de comunidades de planta (asociaciones) en el parque en relación a la elevación (eje *y*) y a la inclinación y el aspecto (eje *x*). Las comunidades están clasificadas según las especies de áboles dominantes. (Adaptado de Whittaker 1954.) **(b)** Distribución y abundancia de especies principales de árboles que configuran las comunidades vegetales en el parque distribuidas según el grado de humedad disponible, que está en función de la inclinación y del aspecto. (Adaptado de Whittaker 1956.)

diferentes símbolos que representan la combinación de especies. Estas comunidades compuestas por especies coexistentes son una consecuencia del patrón espacial del paisaje.

Los dos puntos de vista son bastante diferentes aunque coherentes. Cada especie tiene una respuesta continua a lo largo de un gradiente ambiental: la altitud. Sin embargo es la distribución espacial de esa variable ambiental a través del paisaje la que determina los patrones superpuestos de las distribuciones de especies: la composición de la comunidad.

Este mismo enfoque puede aplicarse a los patrones de comunidades de los bosques en el Parque Nacional de las Great Smoky Mountains que presentamos antes en el Capítulo 16 (véase la Figura 16.10). Diferentes posiciones de elevaciones y pendientes se caracterizan por comunidades únicas de árboles, que reciben el nombre de las especies de árboles dominantes (Figura 18.20a). Cuando se presentan de esta forma, las distribuciones de comunidades vegetales parecen sustentar el modelo organísmico de comunidades propuesto por Clements. Sin embargo, si trazamos las distribuciones de las principales especies de árboles a lo largo de un gradiente ambiental directo, como disponibilidad de humedad del suelo (Figura 18.20b), las especies parecen distribuirse en forma independiente de las otras, sustentando la visión de Gleason de la comunidad.

El ejemplo simple presentado en la Figura 18.19 examina solamente una característica del ambiente (altitud), sin embargo la estructura de las comunidades es el producto de una interacción compleja del patrón y del proceso. Las especies responden a una amplia gama de factores ambientales que varían espacialmente y temporalmente a través del paisaje y las interacciones entre organismos influyen en la naturaleza de tales respuestas. El producto es un mosaico dinámico de comunidades que ocupa el paisaje —el tema que examinaremos en el siguiente capítulo.

Resumen

Sucesión (18.1)

Con el tiempo, las comunidades naturales cambian. Este cambio gradual en la abundancia relativa de especies en una comunidad se llama sucesión. Las especies tempranas de la sucesión, oportunistas, ceden ante las especies tardías de la sucesión. La sucesión ocurre en todos los ambientes. La similitud de patrones de sucesión en diferentes ambientes sugiere un grupo común de procesos.

Sucesión primaria (18.2)

La sucesión primaria comienza en lugares desprovistos o no modificados por organismos. Los ejemplos incluyen dunas recién formadas, ríos de lava o sedimentos glaciales recientemente expuestos.

Sucesión secundaria (18.3)

La sucesión secundaria comienza después de la perturbación de lugares donde los organismos ya están presentes. Ejemplos en la tierra incluyen tierras agrícolas abandonadas o el restablecimiento de vegetación después de talas o incendios. En ecosistemas acuáticos, las perturbaciones causadas por tormentas, acción de las olas o herbivorismo puede iniciar el proceso de sucesión secundario.

Historia (18.4)

El estudio de la sucesión ha sido un foco de investigación ecológica durante más de un siglo. Los años intermedios han visto hipótesis que han intentado dirigir los procesos que impulsan la sucesión. Estas hipótesis incluyen procesos relacionados con la habilidad de las especies para colonizar un lugar, la facilitación, competencia, inhibición y diferencias en las tolerancias ambientales.

Cambio ambiental autogénico (18.5)

Los cambios ambientales pueden ser autogénicos o alogénicos. Los cambios autogénicos son el resultado directo de las actividades de organismos en la comunidad. Los cambios en las condiciones medioambientales independientes de los organismos son alogénicos. La sucesión es el cambio progresivo en la composición de la comunidad a través del tiempo en respuesta a cambios autogénicos en las condiciones ambientales. Un ejemplo es el ambiente de luz cambiante y el cambio en la dominancia de plantas de crecimiento rápido, intolerantes a la sombra, a plantas de crecimiento lento, tolerantes a la sombra observado en la sucesión de plantas terrestres. Los cambios autogénicos en la disponibilidad de nutrientes, materia orgánica del suelo y la estabilización de sedimentos también pueden tener una importante influencia sobre la sucesión.

Diversidad de especies y sucesión (18.6)

Los patrones de diversidad de especies cambian durante el transcurso de la sucesión. La colonización por especies nuevas aumenta la riqueza de especies, mientras que el reemplazamiento de especies actúa para reducir el número de especies presentes. La diversidad de las especies aumenta durante los estadios iniciales de sucesión mientras el lugar es colonizado por nuevas especies. Mientras las especies tempranas de la sucesión son desplazadas por las que llegan tardíamente, la diversidad de las especies tiende a disminuir. Los picos en la diversidad tienden a ocurrir durante los estadios de sucesión que corresponden al período de transición, después de la llegada de especies más tardías de la sucesión pero antes de la reducción del número de especies tempranas de la sucesión. Los patrones de diversidad durante la sucesión son influidos por la disponibilidad de recursos y las perturbaciones.

Especies heterótrofas (18.7)

Los cambios en el componente heterótrofo de la comunidad también ocurren durante la sucesión. La sucesión de organismos involucrados en la descomposición de troncos caídos en un bosque constituyen un ejemplo. Los cambios en la sucesión en la vegetación afectan a la naturaleza y la diversidad de la vida animal. Ciertos grupos de especies están asociadas con la estructura de la vegetación encontrada durante cada estadio en la sucesión.

Cambio ambiental alogénico (18.8)

Es improbable que las fluctuaciones en el ambiente que ocurren repetidamente durante el período de vida de un organismo influyan sobre los patrones de sucesión entre las especies con ese período de vida general. Los cambios ambientales abióticos alogénicos que ocurren en escalas de tiempo mayores a la longevidad de los organismos dominantes pueden producir patrones de sucesión en escalas de tiempo que varían de días a milenios o más.

Cambios a largo plazo (18.9)

El patrón actual de distribución de la vegetación refleja los eventos glaciales del Pleistoceno. Las plantas se retiraron y avanzaron con los movimientos de las capas de hielo. La velocidad y distancias de sus avances se reflejaron en las extensiones actuales de las especies y la distribución de comunidades de plantas.

Volver a la comunidad (18.10)

La comunidad es un concepto espacial; el continuo individual es un concepto de población. Cada especie tiene una respuesta continua a lo largo de un gradiente ambiental, como la altitud o la humedad. Sin embargo es la distribución espacial de esa variable ambiental a través del paisaje la que determina los patrones de distribución superpuestos: la composición de la comunidad.

Preguntas de estudio

1. Diferencias entre zonación y sucesión.
2. Diferencias entre sucesión primaria y secundaria.
3. La defoliación de robles por parte de larvas de mariposas lagartas produjo la muerte de amplios bosques en las montañas Blue Ridge de Virginia central. La recuperación de estas comunidades de bosques después de la defoliación incluye el crecimiento de árboles y arbustos existentes que han escapado a la defoliación, así como la colonización de un lugar por especies de árboles fuera de la comunidad. ¿Es este un ejemplo de sucesión primaria o secundaria? ¿Por qué?
4. Utilice la descripción de sucesión secundaria en un campo agrícola abandonado presentada en el Apartado 18.3 para diferenciar entre modelos de facilitación, competencia y tolerancia si se aplican al proceso de sucesión.
5. La clasificación de especies vegetales en tres estrategias primarias del ciclo vital (*R*, *C* y *S*) propuesta por el ecólogo de la vegetación Philip Grime fue presentada en el Capítulo 8, Apartado 8.13. ¿Cuál de estas tres estrategias vegetales se encuentra con más probabilidad colonizando un lugar recientemente perturbado (especies tempranas en la sucesión)? ¿Cuál de las tres estrategias vegetales es la que más probablemente caracteriza a las especies más tardías en la sucesión?
6. ¿Por qué la capacidad de tolerar la baja disponibilidad de recursos a menudo está asociada con las especies de plantas que dominan durante las etapas más tardías de la sucesión?
7. En el Apartado 17.7, tratamos la diferencia entre la competencia simétrica y asimétrica de tamaño por los recursos. ¿Cómo podría cambiar la naturaleza de estos dos tipos de competencia durante el proceso de sucesión vegetal?
8. Si la estructura vertical de la vegetación aumenta durante el proceso de sucesión de plantas terrestres, ¿cómo podría responder el patrón de diversidad de especies animales? (Sugerencia: véase el Apartado 17.6).

Bibliografía adicional

Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-71.

Este artículo, que es ya un clásico, compara la fisiología de las especies vegetales de diferentes etapas de la sucesión. Ofrece un marco para la comprensión del proceso de sucesión como consecuencia de las variadas adaptaciones vegetales a las condiciones ambientales cambiantes a través del tiempo.

Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in changing environments: Linking physiological, population, and community ecology.* New York: Cambridge Univ. Press.

Este libro integra estudios de laboratorio y de campo con el objetivo de comprender la dinámica de las comunidades vegetales.

Chapin, F. S., III, L. Walker, C. Fastie, and L. Sharman. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* 64:149-75.

Estudio detallado del proceso de sucesión primaria en Glacier Bay, Alaska.

Golley, F., ed. 1978. *Ecological succession.* Benchmark Papers. Stroudsburg, PA: Dowden, Hutchinson, and Ross.

La sucesión se observa a través del tiempo. Este volumen editado presenta una revisión histórica de la teoría ecológica relacionada con el proceso de sucesión. Se presenta una variedad de manuscritos originales que determinan el desarrollo del pensamiento teórico sobre el tema.

Huston, M., and T. M. Smith. 1987. Plant succession: Life history and competition. *American Naturalist* 130:168-98.

En este manuscrito se presenta un marco para comprender el proceso de sucesión vegetal como consecuencia de los compromisos en la evolución de las características de la historia de la vida vegetal y la naturaleza cambiante de la competencia como cambio en las condiciones ambientales a través del tiempo.

Smith, T. M., and M. Huston. 1987. A theory of spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetation* 3:49-69.

Expande el marco desarrollado por primera vez por Huston y Smith (manuscrito indicado arriba) para comprender los patrones de zonación y sucesión de las comunidades vegetales desde la perspectiva del compromiso evolutivo en las características de la vida vegetal.

Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

En este libro, Tilman elabora un amplio conjunto de estudios de campo y de laboratorio para desarrollar un marco teórico para comprender los patrones y procesos de las comunidades vegetales.

West, D. C., H. H. Shugart, and D. B. Botkin, eds. 1981. *Forest succession: Concepts and application*. New York: Springer-Verlag.

Excelente referencia sobre patrones y procesos relacionados con la sucesión en comunidades del bosque.

Capítulo 19 | Ecología del paisaje

19.1 Los procesos ambientales crean un mosaico de manchas en el paisaje
19.2 Las zonas de transición ofrecen condiciones y hábitats diversos
19.3 El tamaño y la forma de la mancha son cruciales para la diversidad de las especies
19.4 La teoría de la biogeografía de islas se aplica a las manchas del paisaje
19.5 En los paisajes fragmentados, los corredores permiten movimientos entre las manchas
19.6 La metapoblación es un concepto central en el estudio de la dinámica del paisaje
19.7 La frecuencia, intensidad y escala determinan el impacto de las perturbaciones
19.8 Los diferentes procesos naturales funcionan como perturbaciones
19.9 La perturbación humana crea algunos de los efectos de mayor duración
19.10 El paisaje representa un mosaico cambiante de comunidades

En el Capítulo 16, definimos la comunidad como el grupo de especies vegetales y animales que ocupan una determinada área. Si bien las comunidades ecológicas, por definición, tienen un límite espacial (véase el Apartado16.8), de la misma manera tienen un contexto espacial dentro del paisaje. Consideremos la imagen de la campiña de Virginia de la Figura 19.1. Es como una colcha formada por bosques, campos, campo de golf, setos, plantación de pinos, estanque y viviendas para humanos. A este edredón de diferentes tipos de cubiertas de terreno se le denomina mosaico, por la analogía del arte de los mosaicos en el que un artista combina muchas piezas pequeñas de diferentes colores para crear un modelo o imagen más grande (Figura 19.2). El artista crea el modelo, define los límites utilizando materiales de formas y colores diferentes para construir el mosaico. De manera similar, el mosaico del paisaje es producto de las fronteras definidas por los cambios en la estructura física y biológica de las distintas comunidades, llamados **manchas**, los que forman sus elementos. En el mosaico del artista, los elementos solamente interactúan visualmente para presentar la imagen final. En el mosaico del paisaje, las manchas y sus fronteras conforman la estructura y los componentes funcionales del paisaje que interactúa de múltiples formas dependiendo de su tamaño y disposición espacial. El estudio de las causas que están detrás de la formación de manchas y fronteras y de las consecuencias ecológicas de estos modelos espaciales sobre el paisaje se llama **ecología del paisaje**.

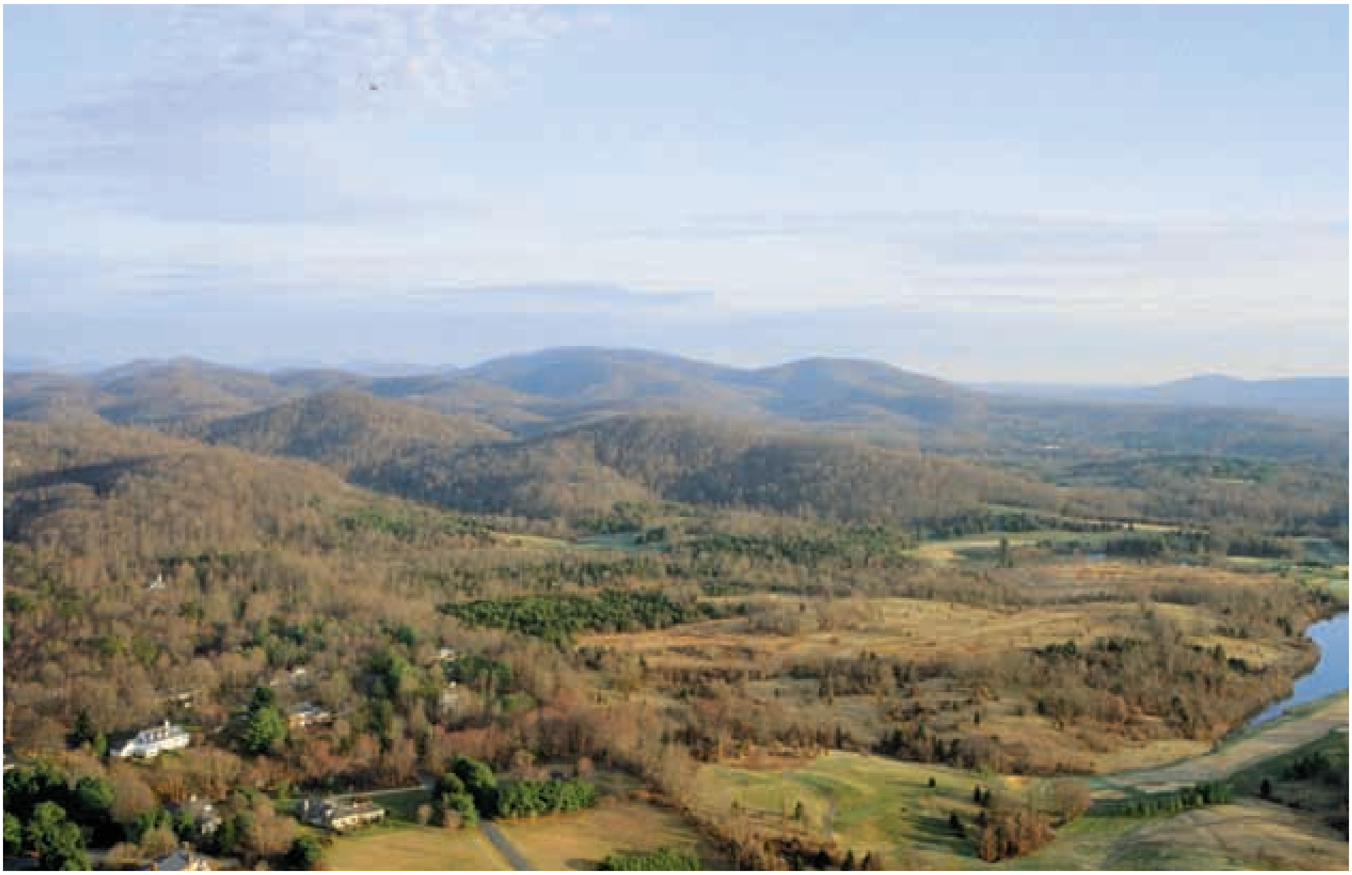


Figura 19.1 | Vista de un paisaje de Virginia mostrando un mosaico de manchas que consiste en diferentes tipos de cubiertas del terreno: bosque natural, plantaciones, campos, agua y desarrollo rural.

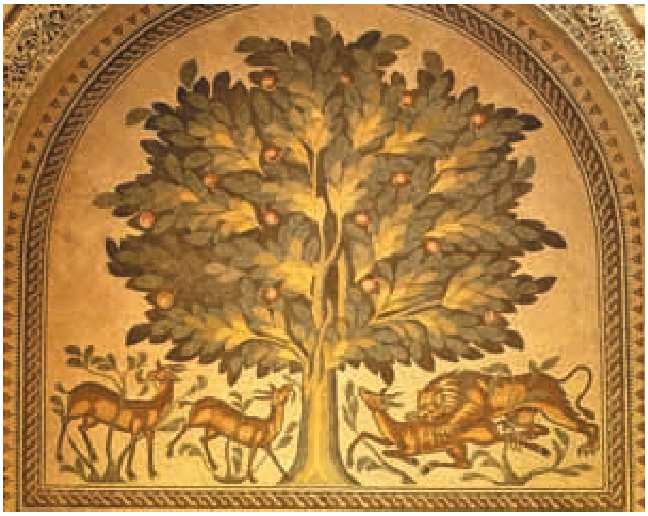


Figura 19.2 | Mosaico en Khirbat al Mafjar, Israel, fechado en 710-750 a.C. Los bordes definen diferentes objetos en la escena (león, árbol, antílope, etc.) están creados usando pequeños pedazos de piedra que difieren en forma y color.

19.1 | Los procesos ambientales crean un mosaico de manchas en el paisaje

Las manchas, áreas relativamente homogéneas, tales como los campos de maíz, el bosque, el estanque o el césped que se muestran en la Figura 19.1, se diferencian de sus alrededores tanto en la estructura como en la composición de las especies. Varían en tamaño, forma y tipo y se combinan en una **matriz** compleja de manchas colindantes que, a menudo, se separan por diferentes fronteras. ¿Pero cómo se desarrolla el mosaico de manchas en el paisaje?

Las manchas del paisaje que se observan en la Figura 19.1 están producidas por las interacciones de múltiples factores ambientales, incluyendo variaciones regionales en la geología, topografía, suelos y clima. Sobre este marco natural, la actividad humana deja su marca en la distribución a gran escala de las comunidades. Por ejemplo, los humanos pueden diversificar y disminuir un patrón de paisaje cuando una comunidad se transforma en otra, como al talar un bosque para crear una urbanización.

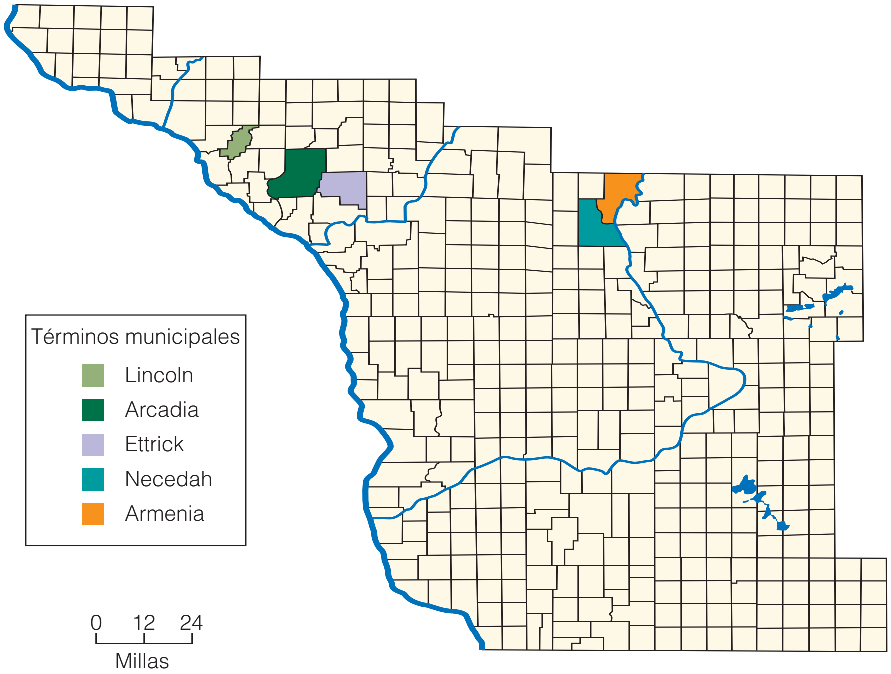
Muchos patrones del paisaje que observamos hoy día en los Estados Unidos reflejan los primeros métodos de investigación del terreno desarrollados en los Estados Unidos que dividían la tierra en secciones, medias secciones y cuartos de secciones de 160 acres. Históricamente, estas investigaciones del terreno se establecían sobre líneas rectas (consideremos la línea Mason-Dixon y muchos límites de estados y condados), sin ningún intento por seguir los límites topográficos o naturales (Figura 19.3). El estudio en línea recta producía rincones rectos donde se encontraban los bosques y los campos, cosechados y cultivados y otros elementos del paisaje. Este modelo en forma de tablero de ajedrez, a menudo pasado por alto por el observador ocasional, tiene un impacto duradero sobre el paisaje.

Aunque la actividad humana con frecuencia es la fuerza más obvia que determina el tamaño y la forma de las manchas del paisaje, las variaciones naturales en la geología y en las condiciones del suelo (véase el Capítulo 5) y los acontecimientos naturales, tales como los incendios y el pastoreo de los herbívoros interactúan para dirigir la formación de las manchas. Como resultado, las manchas varían considerablemente en forma y tamaño. Pueden ser cuadradas, alargadas, redondas o retorcidas, cubriendo zonas de diez kilómetros cuadrados o solamente unos pocos metros. La zona, forma y orientación de las manchas del paisaje determinan todas sus idoneidades como hábitats para las plantas y los animales e influyen en muchos procesos ecológicos, como en la circulación del viento, dispersión de semillas y el movimiento de animales (véase Cuantificando la ecología 19.1: Sistemas de Información Geográfica). El siguiente apartado considera las zonas especiales formadas donde las manchas se unen. Estas áreas con frecuencia están habitadas por las especies comunes a cada comunidad adyacente y por especies únicas para las áreas de transición entre las manchas.

19.2 | Las zonas de transición ofrecen condiciones y hábitats diversos

Entre las características más destacables del paisaje se encuentran las orillas o fronteras, que marcan el perímetro de cada mancha. Algunas fronteras indican un cambio abrupto en las condiciones físicas (topografía, sustrato, tipo de suelo o microclima) entre las comunidades. Un ejemplo de ello sería una gran roca aflorando en un bosque. Donde los rasgos naturales subyacentes determinan el tipo de vegetación, los límites por lo general son estables y permanentes y los llamamos **fronteras inherentes**. Otras fronteras, sin embargo, se crean como consecuencia de las perturbaciones naturales, como incendios, tormentas e inundaciones o de las actividades relacionadas con el ser humano, como la explotación forestal de la madera, el pastoreo del ganado vacuno y la urbanización del terreno. Dichas fronteras, sujetas a cambios de la sucesión a lo largo del tiempo, se denominan **fronteras inducidas**. El lugar donde el límite de una mancha se encuentra con el límite de otra se llama **frontera** (Figura 19.4), una zona de contacto, separación o transición entre manchas. Algunas fronteras entre las manchas del paisaje son angostos y abruptos con un marcado contraste entre las manchas colindantes, como entre un bosque y el campo

Figura 19.3 | Términos municipales del Sudoeste de Wisconsin. Si bien las zonas limítrofes de algunos términos municipales están definidas por las características naturales del paisaje (véanse los términos municipales rotulados), la mayoría son una función del Sistema de Investigación Rectangular de los Estados Unidos usado en los siglos XVIII y XIX. (Adaptado de Johnson 1976.)



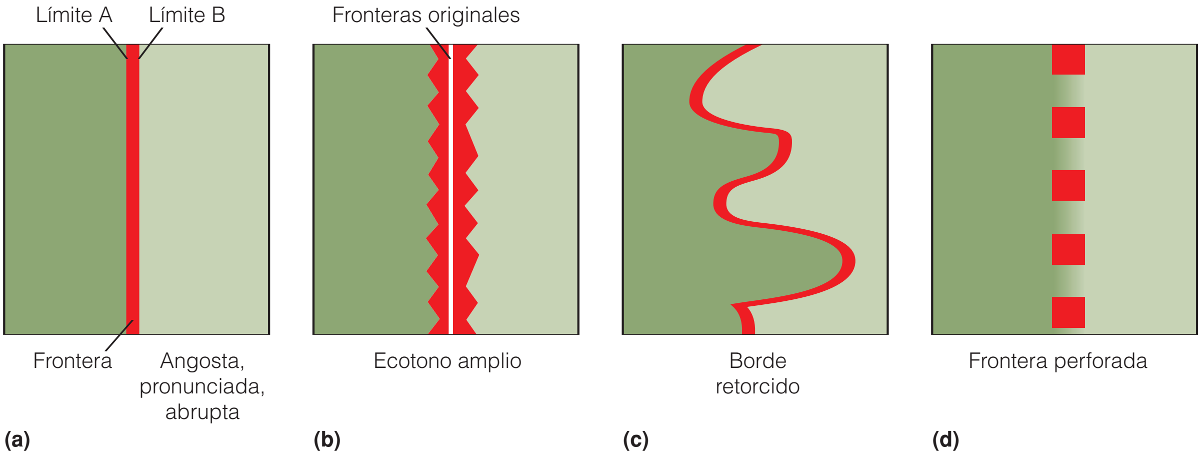


Figura 19.4 | Tipos de fronteras. **(a)** angosto, pronunciado, abrupto creado donde los límites de dos manchas se encuentran; **(b)** una frontera amplia crea un ecotono entre dos manchas adyacentes; **(c)** borde retorcido y **(d)** frontera perforada.

agrícola colindante. Otros son amplios y su ancho se define mejor como la distancia entre los puntos donde las condiciones físicas y la vegetación no difieren de manera significativa de aquellos del interior de las manchas. Las fronteras amplias de una zona de transición a menudo se llaman **ecotono** entre las manchas adyacentes (Figura 19.4b). Las fronteras pueden ser impermeables o perforadas (Figura 19.4d); pueden ser rectas (Figura 19.4a) o retorcidas (Figura 19.4c) y variar en la longitud. Además del ancho, las fronteras tienen una estructura vertical, cuya altura influye en la pendiente física entre las manchas.

Funcionalmente, las fronteras conectan las manchas por medio de los flujos de material, energía y organismos. La altura, anchura y porosidad de las fronteras influyen sobre los gradientes del flujo del viento, humedad, temperatura y radiación solar entre las manchas adyacentes (Figura 19.5). Pueden restringir o facilitar la dispersión de semillas y los movimientos de los animales a través del paisaje.

Las condiciones ambientales impuestas por el ambiente físico en las zonas de transición entre las manchas posibilitan que ciertas especies vegetales y animales colonicen los ambientes del ecotono. Las especies vegetales encontradas en dichas zonas tienden a ser más intolerantes a la sombra (adaptadas al Sol) y capaces de tolerar las condiciones secas causadas por las temperaturas más altas del aire y los índices de evaporación y transpiración (véase el Apartado 6.9). Las especies animales que habitan en los ambientes limítrofes por lo general son aquellas que requieren dos o más tipos de hábitats (comunidades vegetales) dentro del radio o territorio de su hogar. Por ejemplo, el urogallo (*Bonasa umbellatus*) necesita claros del bosque con abundantes plantas herbáceas y arbustos bajos para alimentar a sus crías, una densa agrupación de árboles jóvenes para cubrir los nidos y bosques maduros para conseguir alimento y protección invernal. Debido a que el tamaño del hogar de un urogallo es de entre 4 a 8 ha, el rango total de hábitats debe estar dentro de esta única área. Otras especies, como el colorín azul (*Passerina cyanea*), que están restringidas exclusivamente al ambiente limítrofe se llaman **especies del borde**.

Debido a que los límites mezclan elementos de ambas manchas adyacentes, su estructura y composición con frecuencia son muy diferentes de cualquiera de las dos manchas. De esta manera, ofrecen hábitats únicos con acceso relativamente fácil para las comunidades adyacentes. Estas condiciones diferentes posibilitan que las fronteras mantengan las especies animales y vegetales de las manchas anexas, así como también esas especies adaptadas al ambiente limítrofe. Como consecuencia, con frecuencia las fronteras están poblados por una rica diversidad de vida. Este fenómeno, llamado **efecto borde**, está influido por la zona de límites disponible (largo y ancho) y por el grado de contraste entre las comunidades vegetales adyacentes. En general, cuanto mayor es el contraste entre las manchas contiguas, mayor es la diversidad de las especies. Por lo tanto, un límite entre el bosque y la pradera debe soportar más especies que uno entre un bosque joven y uno maduro.

Si bien el efecto borde puede aumentar la diversidad de las especies, también puede crear problemas. Los límites estrechos, abruptos parecen ser atractivos para los depredadores. Los mapaches, zarigüeyas y zorros pueden usar las fronteras como senderos de viaje. Las aves depredadoras como los cuervos y los arrendajos roban los nidos de los pájaros más pequeños que se alojan en hábitats de ecotonos más abiertos. Los bordes alteran las interacciones entre las especies restringiendo o facilitando la dispersión a través del paisaje. Por ejemplo, los densos arbustos espinosos que crecen en el límite entre el bosque y el campo pueden bloquear el paso de algunos animales.

Cuantificando la ecología 19.1 | *Sistemas de información geográfica*

Como hemos visto en los Capítulos 16-18, medidas tales como la riqueza de las especies, la abundancia relativa de las mismas o la distribución vertical de la vegetación o biomasa se usan comúnmente para cuantificar la estructura y la complejidad de una comunidad. En la ecología del paisaje, no obstante, el enfoque central es la estructura y complejidad del mosaico espacial de las comunidades que definen el paisaje (rasgos tales como la distribución, forma, y disposición en el espacio de las distintas manchas). Una de las dificultades enfrentadas por los ecólogos del paisaje era que, hasta hace relativamente poco, las herramientas analíticas que estaban disponibles no se adecuaban a la escala de las cuestiones que necesitaban hacerse sobre los paisajes. Los datos que describían los patrones sobre grandes áreas de la superficie de la Tierra eran difíciles, si no imposibles, de recopilar. Además, los grandes volúmenes de datos que son necesarios para cuantificar los patrones de grandes áreas necesitan el registro de la posición relativa de cada observación. Afortunadamente, con el desarrollo de la tecnología informática, en las últimas décadas se han desarrollado sistemas computarizados para manejar los datos geográficos o referidos al espacio, sistemas de información geográfica (SIG).

En su uso más generalizado, el SIG describe cualquier sistema computarizado para el ingreso, almacenamiento y visualización de la información espacial; es decir, los datos identificados de acuerdo con la ubicación. El modo más fácil para describir el SIG es una serie de tablas de datos, donde las hileras y las columnas representan dos coordenadas de dimensión (*X* e *Y*). La tabla, en efecto, representa un mapa de las variables. La mayoría de los mapas ahora están en forma de SIG en la cual las coordenadas *X* e *Y* representan la latitud y longitud. El mapa de la profundidad del agua en la Bahía de Florida mostrado en la Figura 1 fue construido usando un SIG. Los investigadores sistemáticamente toman muestras de la profundidad del agua en la bahía por medio de una red revestida, en la cual cada celda tiene 50 m de lado. La medición de la profundidad del agua se tomó entonces en cada ubicación (celda de la red) y la latitud y longitud se registraron usando un sistema de posicionamiento geográfico (GPS). Los datos están representados en una tabla donde cada hilera representa un intervalo de 50m de latitud (Norte-Sur) y cada columna un intervalo de 50m de longitud (Este-Oeste), siendo el valor el de la profundidad del agua. El mapa muestra una representación gráfica de los datos establecidos en dos dimensiones donde cada color corresponde a un intervalo predefinido de profundidad.

El valor del SIG como herramienta de investigación es que los datos sobre la profundidad del agua dentro de la bahía que se muestra como un mapa en la Figura 1 es un conjunto de datos espacialmente explícitos que pueden ser utilizados para formular preguntas específicas o hipótesis. Por ejemplo, supongamos que se encuentra una especie de plantas acuáticas sumergidas solamente a profundidades inferiores a los 2 m. Entonces podríamos usar el SIG para identificar solamente aquellas áreas de la bahía donde la profundidad del agua fuese mayor a los 2 m. Podríamos entonces usar los mismos datos digitales fijados para calcular el tamaño de estas parcelas de hábitat, la distancia promedio entre ellas o cual-

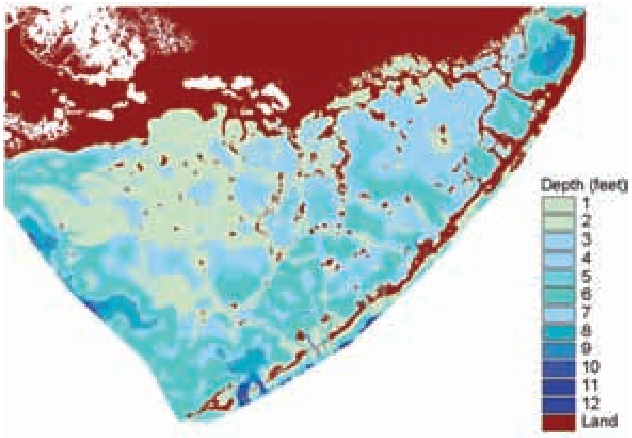


Figura 1 | Mapa de la profundidad del agua de la Bahía de Florida basado en la batimetría de la base de datos de Estudios Geológicos de los EE. UU. (USGS por su sigla en inglés). La resolución espacial del conjunto de datos es 50 m sobre la horizontal con intervalos de profundidad de 30 cm (1 pie).

Las fronteras son dinámicas, cambiantes en espacio y tiempo. En la Figura 19.6, el borde entre el bosque y el campo se caracteriza por una abrupta diferencia en la estructura vertical de la vegetación. Debido a que la vegetación dentro del claro crece en altura, la diferencia vertical entre el bosque y el claro disminuye, formando un perfil de vegetación verti-

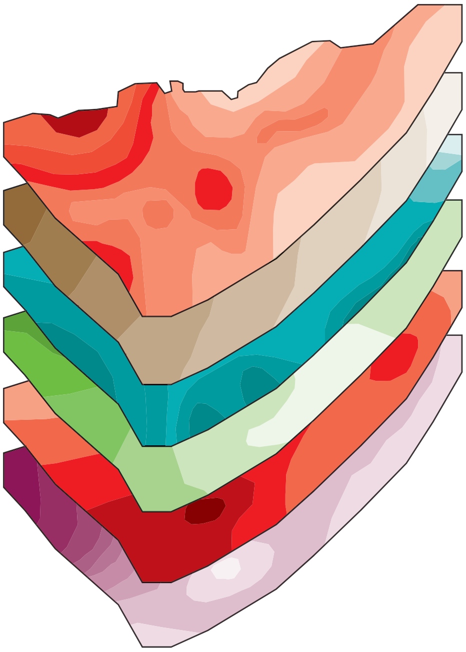


Figura 2 | Representación esquemática de diferentes niveles de datos que describen las características físicas de la Bahía de Florida observadas en la Figura 1. Cada mapa representa una variable diferente, como salinidad, concentración de nitrógeno, profundidad de sedimentos, materia orgánica de sedimentos, etc. Estas tablas de datos o niveles diferentes pueden superponerse para definir áreas dentro de la bahía que tengan un conjunto específico de características.

quier otra medida espacial relevante que cuantificaría el patrón de estas manchas de hábitat en el paisaje de la Bahía de Florida.

Quizás el mayor valor de la estructura del SIG es la capacidad para organizar y comparar múltiples datos establecidos dentro del mismo marco espacial. Volviendo al ejemplo de la Bahía de Florida, supongamos que además de la profundidad del agua, los investigadores también recabaran datos sobre salinidad, nitrógeno y fósforo disuelto y profundidad de los sedimentos. Cada variable define una tabla separada o capa de datos. Estas tablas pueden combinarse ahora para explorar una amplia variedad de relaciones (Figura 2). Podemos identificar estas áreas de la bahía donde están la profundidad del agua, la salinidad y la concentración de nitrógeno dentro de ciertos rangos. Supongamos que sabemos que una especie de algas o de invertebrados que deseamos localizar requiere de ciertas condiciones del agua. Podríamos usar el SIG para ubicas esas áreas de la bahía que potencialmente pudieran aportar el hábitat adecuado y de esta manera limitar nuestro muestreo en esas áreas. Más adelante los investigadores pueden recolectar sistemáticamente datos sobre la productividad primaria o sobre la distribución de las especies de peces dentro de la bahía. Ahora pueden relacionar estos nuevos datos espaciales (niveles de datos) con los datos existentes sobre el ambiente físico de la bahía.

El desarrollo de la tecnología SIG ha ampliado enormemente el estudio cuantitativo de los paisajes. El almacenamiento, recuperación y análisis de los datos ecológicos mediante coordenadas geográficas han demostrado ser unas valiosas herramientas para los ecólogos del paisaje tanto en el análisis del patrón o modelo como en la provisión de un marco para el modelo espacial de los procesos ecológicos. Las estructuras de las bases de datos del SIG también son inherentemente compatibles con los datos digitales de imagen por satélite, permitiendo a los ecólogos examinar los patrones o modelos ecológicos y procesos a escalas espaciales que eran imposibles hasta muy recientemente.

1. Identificar dos figuras de este capítulo que comprendan estudios que recopilen informaciones explícitas recabadas de manera espacial (observaciones). ¿Cómo podría haber ayudado en la investigación la tecnología SIG?
2. La tecnología SIG se ha transformado en una herramienta esencial en la utilización de las áreas de conservación, tales como el sistema de Parques Nacionales. Por ejemplo, la tecnología SIG ha sido de gran importancia para rastrear los cambios que sufrió tras los extensos incendios el Parque Nacional de Yellowstone en 1988 (véase Cuestiones de ecología: Los incendios de Yellowstone de 1988). Vaya a la página (http://www.nps.gov/yell/technical/gis) para observar la forma en la que se utiliza el SIG en Yellowstone para la investigación ecológica básica y para su gestión.

cal continuo. A menos que haya perturbaciones, el borde se expande horizontalmente creando un entorno en el que la vegetación característica de la frontera invade la parcela. Las especies vegetales cambian el tamaño y las condiciones ambientales dentro del claro cambian y las interacciones competitivas entre las especies de la frontera aumentan.

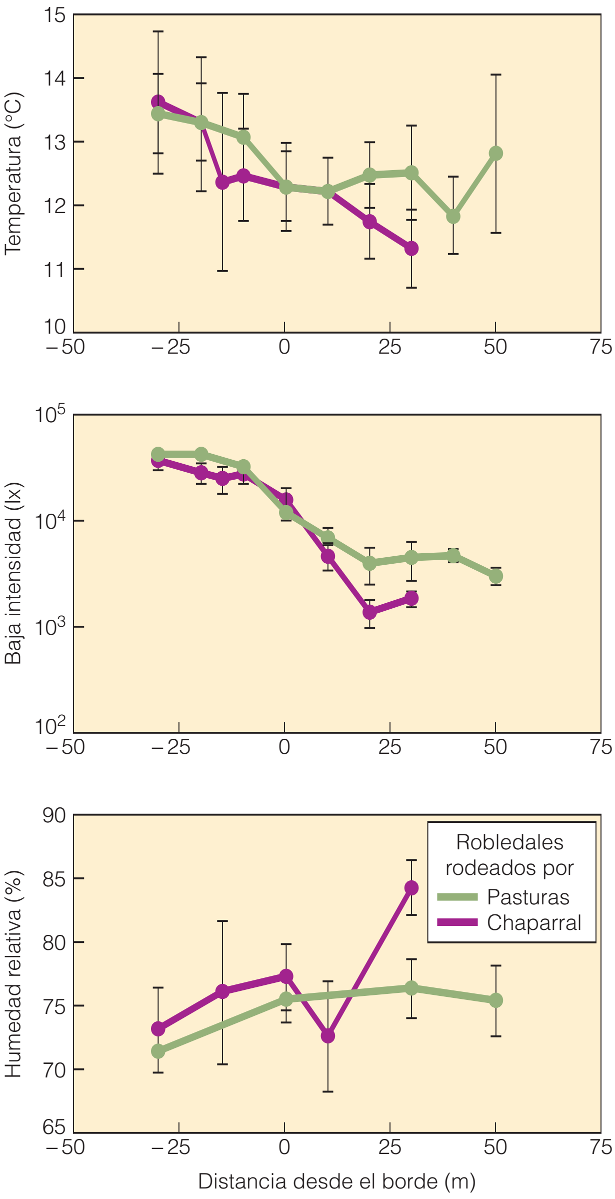


Figura 19.5 | Variación en el microhábitat (temperatura, intensidad de la luz y humedad relativa) a través de las fronteras entre las parcelas arboladas de robles y dos hábitats de matrices diferentes, chaparral y pasturas, en las montañas de Santa Cruz del centro de California. Para el eje *x*, los valores positivos indican la distancia desde un límite hacia el hábitat del bosque; los valores negativos indican la distancia dentro del hábitat matriz. Las barras representan errores comunes de los medios. Intensidad de la luz: ($lx \cdot 0{,}0185 = \mathrm{PAR}\ (\mu\mathrm{mol/m^2/s})$). (Adaptado de Sisk 1997.)

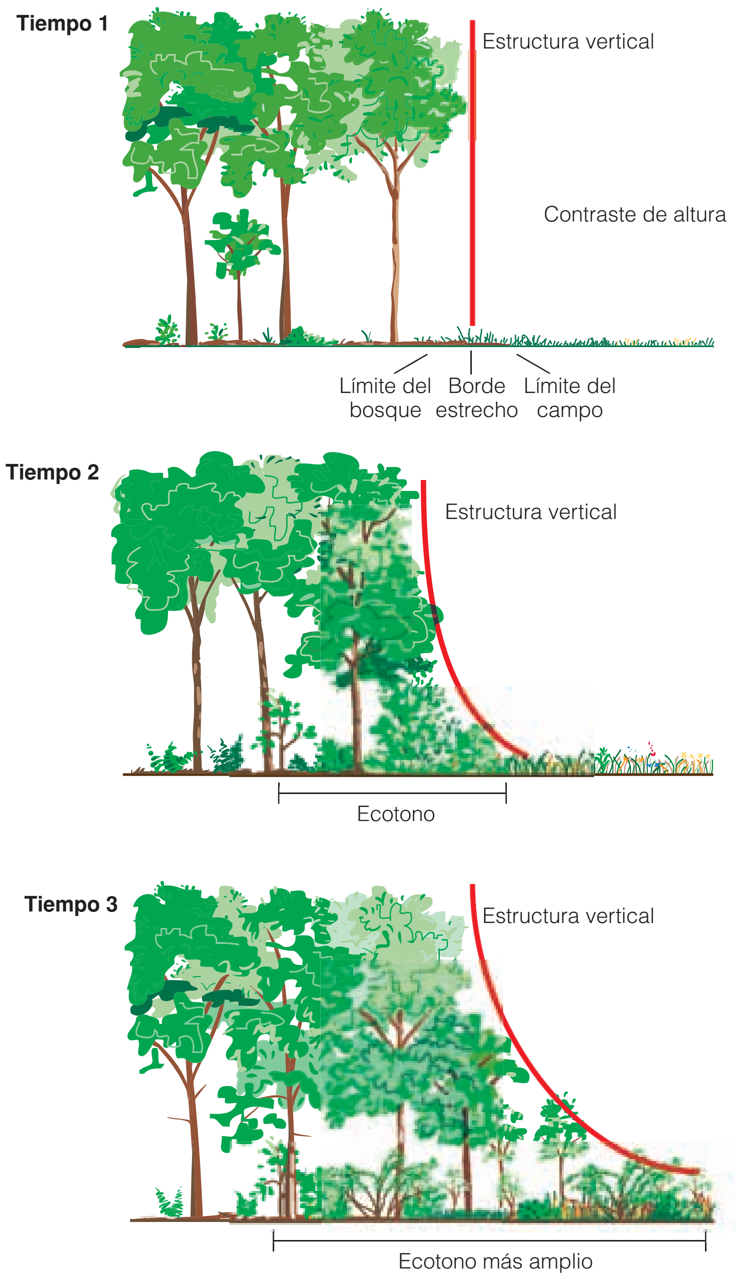

Tiempo 1
Estructura vertical
Contraste de altura
Límite del bosque
Borde estrecho
Límite del campo
Tiempo 2
Estructura vertical
Ecotono
Tiempo 3
Estructura vertical
Ecotono más amplio

Figura 19.6 | Cambios en la estructura vertical y horizontal de un borde a través del tiempo.

19.3 | El tamaño y la forma de la mancha son cruciales para la diversidad de las especies

El mosaico de manchas que define el paisaje está en constante cambio. Sobresale entre estos cambios la fragmentación actual de grandes extensiones de tierra mediante el desarrollo humano (Figura 19.7). Donde los humanos continúan creando claros, finalmente la fragmentación produce un mosaico de manchas más pequeñas, a menudo parcelas aisladas de bosque, pradera o terreno de arbustos. Si la fragmentación reduce las parcelas por debajo de un tamaño crítico, la zona restante puede que no sea capaz de soportar muchas de sus especies originales y se produce la extinción local. Dado que el paisaje se vuelve más fragmentado y las áreas contiguas del hábitat para las especies llegan a ser

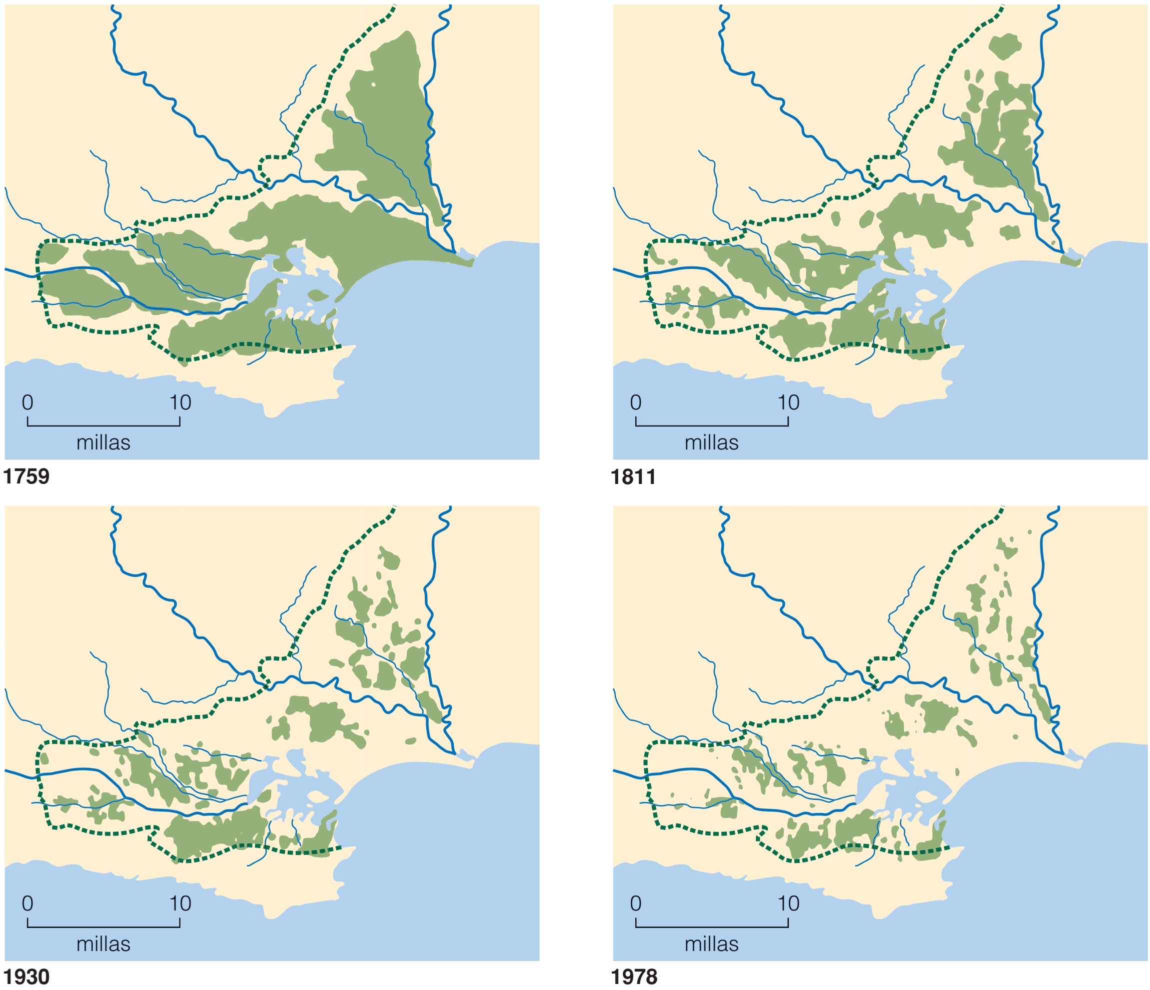


Figura 19.7 | Fragmentación y aislamiento de Poole Basin, Dorset, Inglaterra. Entre los años 1759 y 1978, se perdió el 86 por ciento de su terreno (de 40.000 has. a 6.000 has.), un cambio entre 10 grandes bloques separados por los ríos a 1.084 partes, casi la mitad de estas con menos de 1 ha., con solamente 14 sitios de más de 100 has. (Adaptado de Webb y Haskins 1980.)

más pequeñas y más aisladas, la relación entre la diversidad de especies y el tamaño de mancha (o área) toma una importancia crucial en la conservación de la diversidad biológica. ¿Qué tamaño de mancha de hábitat mantiene la mayor diversidad de especies? ¿Cómo influye el tamaño de mancha en la presencia o ausencia de determinadas especies? Dichas preguntas han simulado estudios de cómo responden las especies animales y vegetales a la fragmentación del hábitat.

El tamaño de la mancha tiene una influencia crucial en la estructura de la comunidad. Como regla general, las grandes manchas de hábitat contienen una mayor cantidad de individuos (densidad de población) y especies (riqueza de especies) que las manchas pequeñas. El aumento en la densidad de la población para una especie determinada con área en aumento es simplemente una función del aumento de la capacidad de carga de las especies (véase el Capítulo 11). Cuanto mayor es el área, mayor será la cantidad de áreas de acción (o territorios) que puede contener la mancha. Dentro de la comunidad animal, hay una relación general entre el tamaño del cuerpo (peso) y el tamaño del territorio del animal (véase la Figura 11.11). Además, para un determinado tamaño de cuerpo, el territorio de los carnívoros es mayor que la de los herbívoros. De esta manera, los depredadores grandes como los osos pardos, lobos y pumas estarán limitados a manchas de hábitat contiguas más grandes.

La relación entre el tamaño de la mancha y la riqueza de especies es más compleja. Es más probable que las manchas más grandes contengan variaciones en la topografía y los suelos que ocasionen una mayor diversidad de vida vegetal (taxonómica y estructural), los que a su vez crean un número más amplio de hábitats para las especies animales (véase el Apartado 17.6).

Otro rasgo de la medida de la parcela se relaciona con la diferencia entre los hábitats provistos por los ambientes limítrofes e interiores. La medida y la forma de las parcelas afectan la relativa abundancia del borde (o perímetro) y los ambientes interiores. Solamente cuando una parcela llega a ser suficientemente grande para resultar más profunda que su efecto borde puede desarrollar condiciones interiores (Figura 19.8a). Por ejemplo, en un extremo, una parcela muy pequeña está afectada por el efecto borde en toda su área pero cuando el tamaño de la parcela aumenta, la proporción entre el borde y el interior disminuye (Figura 19.8b). Al alterarse la forma de una parcela se puede cambiar la relación entre la frontera y el interior. Por ejemplo, el hábitat largo y delgado en la Figura 19.8c está afectada por el efecto borde en toda su área. Dichas parcelas largas, estrechas, de bosque, cuya profundidad no excede el ancho del efecto borde, son comunidades de frontera sin tener en cuenta el área total de la mancha.

Al contrario de las especies de frontera (véase el Apartado 19.2), otras especies, denominadas **especies de interior**, requieren condiciones ambientales características de hábitats interiores, lejos de los abruptos cambios asociados con los ambientes de la frontera. La Figura 19.9 muestra la relación entre el área de bosque (tamaño de parcela) y la probabilidad de ocurrencia de seis especies diferentes de aves del Este de Norteamérica. Las especies de borde, como el maullador gris (*Dumetella carolinensis*) y el pelirrojo americano (*Turdus migratorius*), tienen una alta probabilidad de ser encontradas en parcelas pequeñas de bosque dominadas por el efecto borde. A medida que aumenta el tamaño de la parcela, disminuye la probabilidad de encontrarlas. Por el contrario, el chipe suelero (*Seiurus aurocapillus*) y el chipe gusanero (*Helmintheros vernivorus*) son especies adaptadas al interior de formaciones de bosques más antiguos, que se caracterizan por grandes árboles y donde arbustos poco densos cubren la capa de sotobosque. Por consiguiente, es baja la probabilidad de que se produzcan en las parcelas pequeñas. También están las especies insensibles al área, tales como el carbonero de Carolina (*Parus carolinensis*) y el pibí oriental (*Contopus virens*).

El tamaño mínimo del hábitat necesario para mantener las especies interiores difiere entre las plantas y los anima-

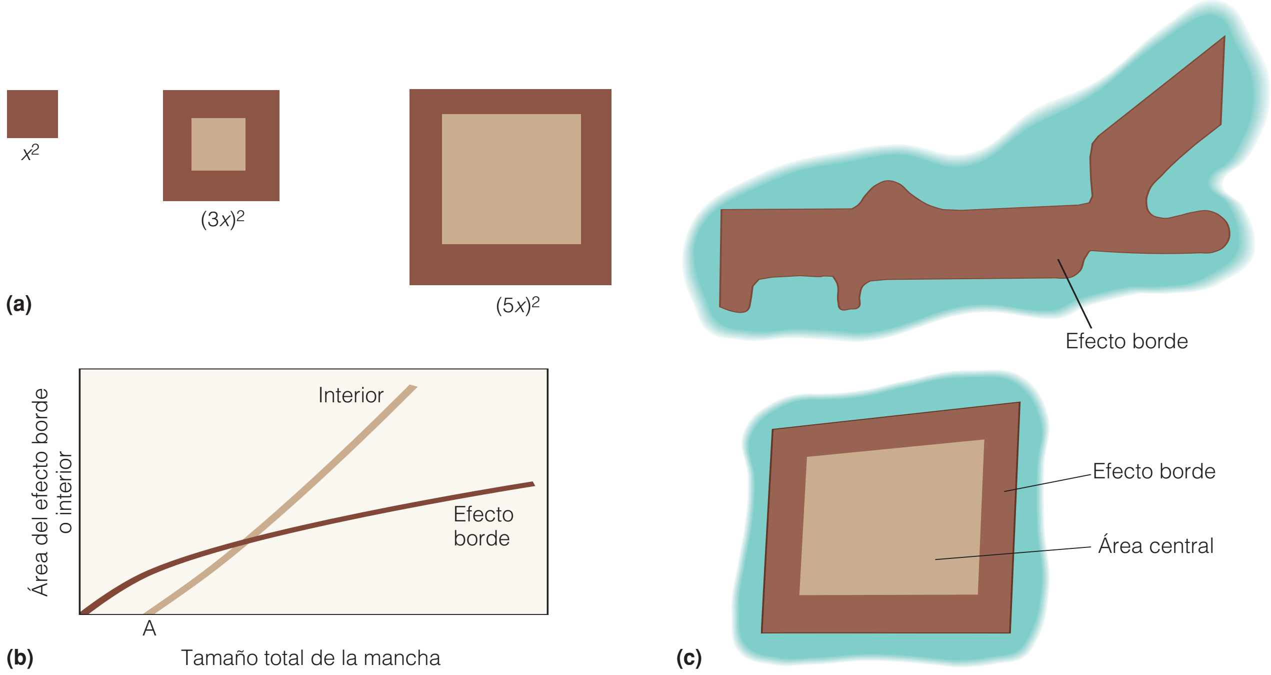


Figura 19.8 | Relación entre tamaño de mancha de hábitat y las condiciones del borde e interior. Todas las manchas de hábitat están rodeadas por el borde. **(a)** Teniendo en cuenta que la profundidad del efecto borde permanece constante, la relación entre el borde y el interior disminuye, ya que aumenta el tamaño del hábitat. Cuando la parcela es lo suficientemente grande para mantener las condiciones de humedad y de sombra, comienza a desarrollarse un interior. **(b)** Relación general entre el tamaño de la parcela y el área de borde e interior. Debajo del punto A, el hábitat está totalmente afectada por el efecto borde. A medida que aumenta el tamaño, el área interior aumenta y la relación entre borde e interior disminuye. **(c)** Esta relación entre tamaño y borde se mantiene para una parcela de hábitat cuadrada o circular. Las largas, angostas islas con bosque cuyo ancho no excede la profundidad del efecto borde serían comunidades de frontera, incluso si el área puede ser igual que las cuadradas o circulares.

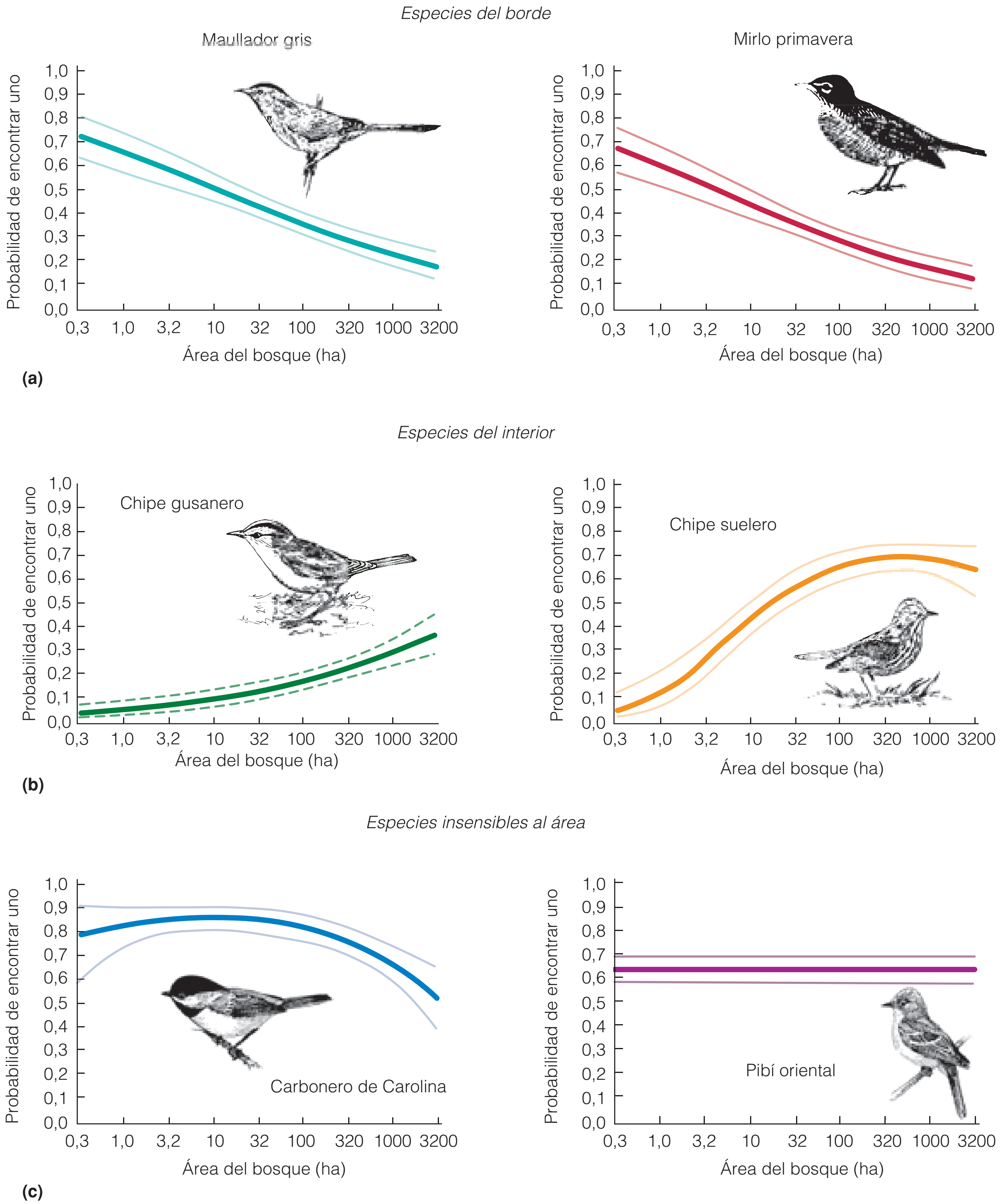


Figura 19.9 | La diferencia en las respuestas del hábitat entre las especies de frontera y las especies de interior o sensibles al área. Los gráficos indican la probabilidad de detectar estas especies en un punto al azar en las parcelas de diferentes tamaños. Las líneas de guiones indican el 95 por ciento de intervalos de confianza para las probabilidades predecibles. **(a)** El maullador y el mirlo son especies de frontera familiares. A medida que aumenta el tamaño de la mancha, disminuye la probabilidad de encontrarlos. **(b)** El chipe gusanero y el chipe suelero son aves que anidan en el suelo en el interior del bosque. La probabilidad de encontrarlos en pequeñas manchas es baja. **(c)** Al contrario de las especies de frontera y de interior, otras especies, como el carbonero de Carolina y el pibí oriental, son insensibles al área de la mancha (la probabilidad de encontrar especies es independiente del tamaño de la mancha). (Adaptado de Robbins y otros. 1989.)

les. Para las plantas, el tamaño de la mancha en sí mismo es menos importante para la persistencia de una especie que las condiciones ambientales. Para muchas especies vegetales tolerantes a la sombra encontradas en el interior del bosque, el tamaño mínimo es el área necesaria para mantener las condiciones de humedad y luz típicas del interior. Esa área depende, en parte, de la relación entre borde e interior y de la naturaleza del hábitat limítrofe circundante. Si la formación es demasiado pequeña o demasiado abierta, la luz del Sol y el viento penetrarán y secarán el ambiente interior, eliminando las especies herbáceas y leñosas que requieren condiciones de suelo húmedo. Por ejemplo, en el Noroeste de los Estados Unidos, la fragmentación del bosque puede ocasionar el descenso de las especies que necesitan humedad (mésicas) tales como el arce azucarero y las hayas, mientras que se fomenta el crecimiento de las especies más xéricas como los robles.

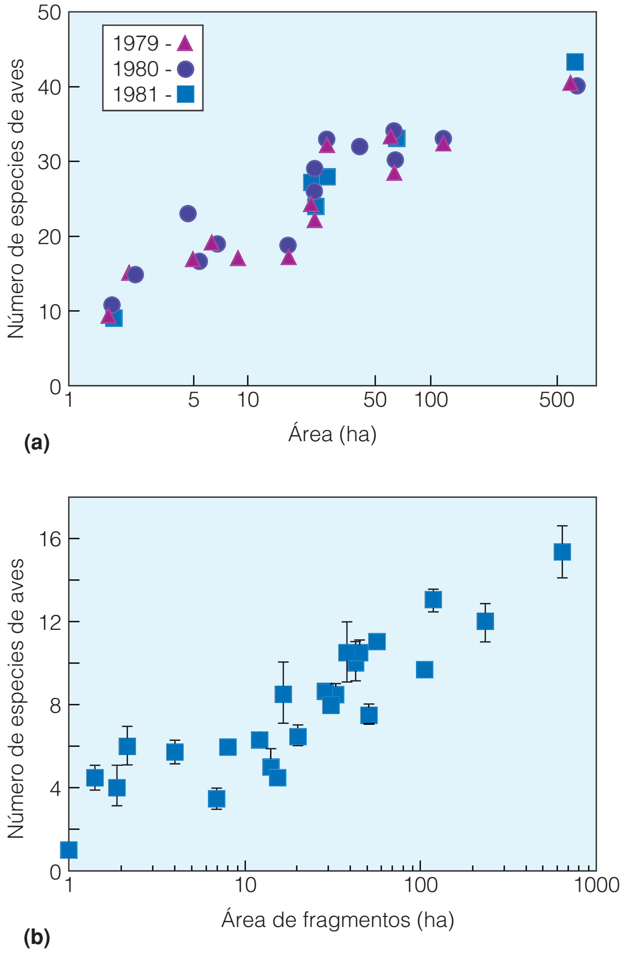


Figura 19.10 | La cantidad de especies de aves (riqueza de las especies) trazadas como una función del área de hábitat de **(a)** bosque o **(b)** pradera. Fíjese en que el área (eje *X*) en ambos gráficos está presentada en una escala logarítmica. Los diferentes símbolos en **(a)** se refieren a los resultados de los estudios conducidos durante tres períodos de tiempo diferentes. Los cuadrados en **(b)** representan valores medios, mientras que las barras asociadas representan un error estándar ± 1.

Varios estudios que han examinado la diversidad de especies de aves en las manchas de bosques y praderas revelan un patrón de aumento de la riqueza de las especies con el tamaño de la mancha (Figura 19.10), pero solamente hasta un punto. R. F. Whitcomb y sus colegas estudiaron los patrones de diversidad de especies en las manchas de bosque en el Oeste de Nueva Jersey. Sus descubrimientos sugieren que la máxima diversidad de aves se logra con zonas boscosas de 24 ha de tamaño. Se observaron patrones similares en los estudios que investigaban la composición de las comunidades de aves que ocupan las manchas de bosques en las regiones agrícolas de Illinois y Ontario, Canadá. Con manchas de tamaño intermedio, un patrón general de máxima diversidad de especies y el tamaño es resultado de la correlación negativa entre las especies de borde y el tamaño de las manchas de hábitat, combinados con la correlación positiva entre las especies de interior y el área aumentada (véase la Figura 19.9).

Estos estudios sugieren que dos o más pequeñas manchas de bosque tendrán más especies que un área equivalente de bosque contiguo. Sin embargo, los bosques más pequeños no podrán tener verdaderas especies de bosque interior, tales como el chipe suelero (*Seiurus aurocapillus*), que necesita extensas áreas boscosas (véase la Figura 19.9). Por lo tanto, las estimaciones de diversidad de especies no presentan el cuadro completo de cómo la fragmentación forestal está afectando a la diversidad biológica del paisaje. Las grandes extensiones boscosas con un alto grado de heterogeneidad son necesarias para soportar la gama de especies de aves características de ambos hábitats, el limítrofe y el interno.

Si bien la relación del tamaño de parcela con la diversidad de especies se centra mucho en los bosques, el mismo concepto también se aplica a otros paisajes como las praderas, terrenos con arbustos y pantanos, todos muy fragmentados por el cultivo, pastos, erradicación de artemisa y desarrollos urbanísticos. Muchas especies de pradera, tales como el gorrión chapulín (*Ammodramus savannarum*), pradero occidental (*Sturnella neglecta*) y gallos de las praderas (*Tympanuchus* spp.) y las especies de arbustos rastreros tales como las artemisas (*Centrocercus urophasianus*), todas ellas especies interiores, están experimentando graves reducciones a medida que estos paisajes se van fragmentando y disminuye el tamaño de la mancha.

19.4 | La teoría de la biogeografía de islas se aplica a las manchas del paisaje

La influencia del área (tamaño de la mancha) sobre la riqueza de las especies no escapó a los primeros exploradores de

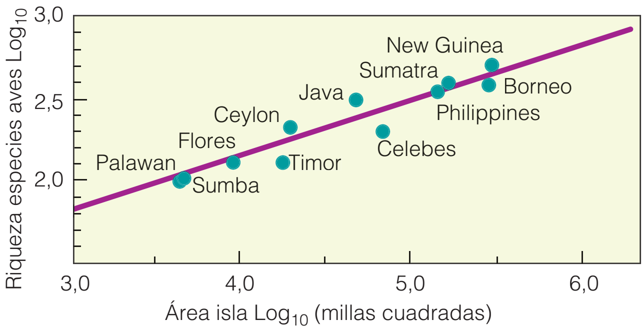


Figura 19.11 | Cantidad de especies de aves en diferentes islas de las Indias Orientales en relación al área (tamaño de la isla). Tanto el eje X como el Y están trazados en una escala logarítmica$_{10}$. (Adaptado de Preston 1962.)

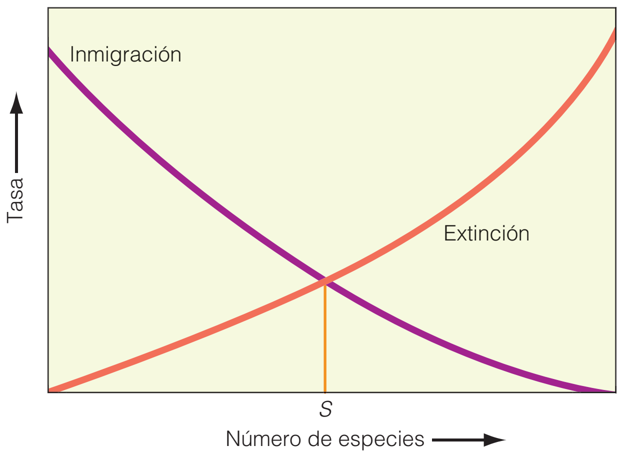


Figura 19.12 | De acuerdo con la teoría de la biogeografía insular, la tasa de inmigración desciende con el aumento de la riqueza de las especies (eje *X*) mientras que la tasa de extinción aumenta. El equilibrio entre las tasas de extinción e inmigración (tasa de inmigración = tasa de extinción) define el número de equilibrio de las especies (*S*) en la isla.

la naturaleza y a los biogeógrafos, quienes observaron que las grandes islas tienen más especies que las pequeñas (Figura 19.11). Johann Reinhold Forster, un naturista del segundo viaje del Capitán Cook al Hemisferio Sur (1772-1775), observó que la cantidad de especies diferentes encontradas en las islas dependía del tamaño de la isla. El zoogeógrafo P. Darlington ofreció una regla general: en las islas, el aumento de 10 veces de su área lleva a duplicar la cantidad de especies.

Las diferentes teselas, grandes y pequeñas, que forman los patrones de vegetación a través del paisaje sugieren islas de distintos tamaños. Algunas están cerca de las otras; otras están alejadas y aisladas. Una mancha forestal, por ejemplo, puede ubicarse dentro de un mar de cultivos ó desarrollos habitacionales, aislada de otras manchas forestales del paisaje. Los tamaños de estas manchas y las distancias entre ellas en el paisaje tienen una influencia pronunciada sobre la naturaleza y la diversidad de vida que albergan.

La similitud entre las islas y las manchas aisladas de hábitat ha guiado a los ecologistas a aplicar la **teoría de biogeografía de islas** al estudio de los paisajes territoriales. En principio desarrollada por Robert MacArthur (anteriormente de la Universidad de Princeton) y Edward O. Wilson (Universidad de Harvard) en 1963, la teoría es bastante simple: la cantidad de especies establecida en una isla representa un equilibrio dinámico entre la inmigración de nuevas especies colonizadoras y la extinción de aquellas establecidas anteriormente (Figura 19.12). Vaya a GRAPHit! en **www.ecologyplace.com** para explorar la teoría de biogeografía insular.

Consideremos una isla deshabitada alejada de tierra firme. Las especies en tierra firme conforman el grupo de especies de posibles colonizadoras. Las especies con la habilidad más grande para dispersarse de la tierra firme serán las primeras en colonizar la isla. Como la cantidad de especies en la isla va en aumento, se reducirá el índice de inmigración de las nuevas especies a la isla. La disminución ocurre debido a que cuanto mayor cantidad de especies colonicen exitosamente la isla, quedará en ella una menor cantidad de potenciales especies nuevas para colonizar (el recurso de las especies inmigrantes). Cuando todas las especies de tierra firme se encuentren en la isla, el índice de inmigración será 0.

Si suponemos que las extinciones suceden al azar, el porcentaje de especies en extinción en la isla aumentará con la cantidad de especies que ocupen la isla basándose exclusivamente en el azar. Otros factores, no obstante, ampliarán este efecto. Los últimos inmigrantes pueden no poder establecer poblaciones dado que los primeros ya habrán usado los hábitats y recursos disponibles. Como la cantidad de especies aumenta, es muy probable que crezca la competencia entre las especies, causando el aumento progresivo del índice de extinción. Se logra un equilibrio en la riqueza de las especies (*S*) cuando el porcentaje de inmigración iguala el porcentaje de extinción (véase la Figura 19.12). Si la cantidad de especies que habitan la isla excede este valor, el índice de extinción es mayor que el de inmigración, se produce un declive en la riqueza de las especies. Si la cantidad de especies está por debajo de este valor, el porcentaje de inmigración es mayor que la extinción y la cantidad de especies aumenta. En equilibrio, la cantidad de especies que reside en la isla permanece estable, aunque la composición de las especies puede cambiar. La tasa a la cual una especie se pierde y se gana una especie de reemplazo es la tasa de renovación.

La distancia desde tierra firme a la isla y el tamaño de la isla afectan ambos al equilibrio de la riqueza de las especies (Figura 19.13). Cuanto mayor es la distancia entre la isla y tierra firme, menos probable es que las especies inmigran-

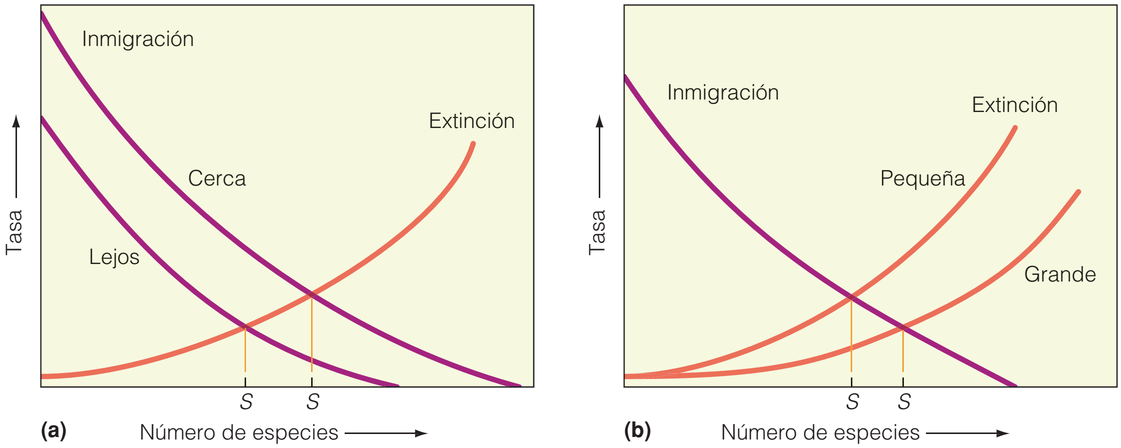


Figura 19.13 | **(a)** Las tasas de inmigración están relacionadas con la distancia. Las islas cercanas a un continente poseen un más alto porcentaje de inmigración y de riqueza de especies de equilibrio asociado (*S*) que las islas distantes a un continente. **(b)** Las tasas de extinción tienen que ver con el área, siendo mayor en islas pequeñas que en las más grandes. El número de equilibrio de las especies varía de acuerdo con el tamaño de isla, las islas más grandes tienen una riqueza de equilibrio de especies más grande que las islas pequeñas.

tes completen con éxito el viaje. El resultado es una disminución en la cantidad de equilibrio de las especies (Figura 19.13a). En islas más grandes, los índices de extinción, (que varían con el área) son menores dado que una mayor área generalmente contiene una mayor disposición de recursos y hábitats. Por esta razón, las islas más grandes pueden albergar a más individuos de cada especie y cumplir con las necesidades de una variedad más amplia de especies. El índice más bajo de extinción en islas más grandes produce un equilibrio más alto en la cantidad de especies en comparación con las islas más pequeñas (19.13b).

Aunque la teoría de la biogeografía de islas se aplicó inicialmente a las islas oceánicas, existen muchos otros tipos de «islas». Cimas de montañas, lagos, ciénagas, dunas, áreas fragmentadas por el uso humano de la tierra y los huéspedes y sus parásitos son todos esencialmente, islas. Como lo expresara Daniel Simberloff de la Universidad de Tennessee, uno de los primeros ecólogos que comprobó en forma experimental las bases de esta teoría: «Cualquier mancha de hábitat aislado de un hábitat similar mediante un terreno diferente, relativamente inhóspito, atravesado solamente con dificultad por organismos de la mancha de hábitat puede ser considerada una isla.»

¿Cómo se aplica la teoría de isla a las manchas de paisaje exactamente? Las manchas de paisaje o islas se diferencian considerablemente de las islas oceánicas para las cuales se desarrolló la teoría. Las islas oceánicas son ambientes terrestres rodeados por una barrera a la dispersión acuática. Están habitadas por organismos de diferentes especies que llegaron por dispersión al azar durante un largo período de tiempo o representan poblaciones que ya existían en la zona mucho antes del aislamiento. Por el contrario, los organismos que habitan las manchas de paisaje son muestras de poblaciones que se extienden sobre un área mucho más amplia. Estas comunidades de mancha contienen menos especies que las que se encuentran en áreas más grandes y unos pocos individuos pueden representar a cada especie. No obstante, al contrario de las islas oceánicas, las manchas de paisaje se asocian con otros ambientes, los que a menudo presentan menos barreras para el movimiento y dispersión entre las manchas.

19.5 | En los paisajes fragmentados, los corredores permiten movimientos entre las manchas

La fragmentación de hábitats previamente grandes, ya sean bosques, praderas, o agua, ocasiona un mosaico de manchas (islas entre las que el movimiento de especies está limitado o incluso se hace peligroso o imposible por la naturaleza inhóspita del ambiente intermedio). En algunas situaciones, los **corredores** o franjas de un hábitat similar, conectan las manchas separadas y por lo tanto permiten un mayor movimiento entre ellas. El hábitat de un corredor es similar a las manchas que conecta pero diferente del paisaje circundante en la que está situado. En general los corredores son de origen humano. Algunos pueden tener forma de línea angosta, como los setos y líneas de árboles plantados para detener el viento, puentes sobre arroyos de corriente rápida, medianas de autopistas y acequias de drenaje. Las bandas más amplias de vegetación, llamadas corredores de franja, pueden consistir en ambientes interiores y de frontera. Dichos corredores pueden ser franjas amplias de terrenos boscosos que han quedado entre urbanizaciones, derecho de paso de líneas de energía eléctrica, cinturones de vegetación a lo largo de arroyos y ríos.

Los corredores poseen dos roles funcionales en el paisaje. Proveen de hábitat a una variedad de especies vegetales y animales y permiten que haya comunicación entre las manchas (véase Perfil de investigadores: Nick M. Haddad). Los corredores a lo largo de los arroyos y ríos constituyen un importante hábitat ribereño para la vida animal. En Europa, la larga historia de setos en el paisaje rural ha fomentado el desarrollo de las típicas comunidades animales y vegetales de setos. En los asentamientos suburbanos y urbanos, los corredores constituyen el hábitat para especies del borde y actúan como parada o escala para las aves migratorias. A veces, los corredores tienen un impacto negativo sobre determinadas poblaciones. Por ejemplo, constituyen posiciones de búsqueda para los depredadores que necesitan permanecer ocultos mientras cazan en las parcelas adyacentes.

Cuando los corredores se conectan entre sí para formar redes, constituyen rutas de dispersión para las especies que viajan entre las manchas de hábitats. Al facilitar el movimiento entre diferentes manchas, los corredores pueden fomentar el flujo de genes entre las subpoblaciones y ayudar a restablecer las especies en los hábitats que han experimentado extinciones locales (véase el Capítulo 12). Los corredores también actúan como filtros, aportando rutas de dispersión para algunas especies pero no para otras. Los claros de diferente tamaño en los corredores permiten que ciertos organismos pasen y otros no: es el **efecto filtro**. Los corredores pueden también diseminar enfermedades entre manchas. Los caminos (corredores diseñados como rutas de dispersión para los humanos) cortan el paisaje y afectan a las parcelas de terrenos adyacentes. Las autopistas de dos a cuatro carriles de circulación son una fuente importante de mortalidad para la vida silvestre, desde los grandes mamíferos hasta los pequeños insectos y efectivamente dividen las poblaciones de muchas especies. Todos los tipos de caminos de algún modo afectan a la vegetación a los lados de la ruta. Echar sal en las autopistas para retirar la nieve, las partículas de neumáticos y del escape de gasóleo y contaminantes químicos de los camiones y automóviles afectan toda la vegetación que rodea a las carreteras. Durante las tormentas y cuando se derrite la nieve, las aguas residuales transportan estos contaminantes y desechos hacia las zonas adyacentes. Además, el ruido del tráfico hace que la vida silvestre busque un hábitat más adecuado. Más importante aún, quizás, los caminos permiten que las personas accedan a zonas remotas, con frecuencia con efectos ecológicos desastrosos, como lo es el caso de los caminos para la explotación forestal a través de la selva tropical. Donde los caminos invaden, le siguen las personas y el desarrollo.

19.6 | La metapoblación es un concepto central en el estudio de la dinámica del paisaje

La distribución de las especies en el paisaje está limitada a aquellas áreas que proporcionan un hábitat adecuado. En muchos paisajes, el hábitat es tan fragmentado que las especies existen como subpoblaciones distintas, parcialmente aisladas, cada una con su propia dinámica poblacional. Cada subpoblación tiene sus propias tasas de nacimiento, tasas de mortalidad y probabilidad de extinción. Uniendo estas subpoblaciones están los individuos que se mueven entre las manchas. Dichas poblaciones separadas interconectadas mediante el movimiento de los individuos se denominan metapoblaciones (véase el Capítulo 12).

El concepto de metapoblación se ha vuelto central para el estudio de la dinámica del paisaje, dado que proporciona el marco para examinar la dinámica de las especies que están distribuidas como discretas poblaciones en un paisaje más grande. Puede haberse apreciado la similitud entre la estructura del modelo básico de dinámica de metapoblaciones desarrollado por Richard Levins y presentado en el Apartado 12.2 y el modelo de biogeografía insular presentado en este capítulo (véase el Apartado 19.4). La teoría de la biogeografía insular muestra el número de equilibrio de las especies (riqueza de las especies) que ocupan una determinada mancha (isla) consiguiendo un equilibrio entre los procesos de colonización y extinción. El modelo de dinámica de metapoblaciones muestra la cantidad equilibrada de las manchas ocupadas por ciertas especies como el equilibrio entre la colonización y extinción de las poblaciones locales. Además, ambos modelos explícitamente tratan sobre la forma en que las tasas de colonización y extinción están influidas por el tamaño y aislamiento de las manchas de hábitats (islas) en un paisaje más grande (véase el Apartado 12.3).

En cierta manera, el modelo de biogeografía insular puede ser observado como una consecuencia de la dinámica de metapoblaciones del conjunto de especies que ocupan un paisaje mayor. Algunos investigadores tienen modelos extendidos de metapoblaciones para las comunidades de múltiples especies interactivas y no interactivas. Los modelos de las metapoblaciones interactuantes se han utilizado para explicar los patrones de la sucesión de especies, su riqueza y composición, así como la estructura alimenticia de las comunidades.

Los modelos de comunidad de las especies que no interactúan están construidos simplemente por la suma de los patrones previstos de las especies individuales usando la estructura de metapoblación. El modelo de metapoblación puede usarse para predecir la incidencia de una especie en una determinada mancha de hábitat (o

Perfil de investigadores | Nick M. Haddad

Departamento de Zoología, Universidad Estatal de Carolina del Norte
Raleigh, Carolina del Norte

Se considera que los corredores facilitan el movimiento entre las manchas conectadas de hábitat, mediante el aumento del flujo de genes, promoción del reestablecimiento de poblaciones localmente extintas y el aumento de la diversidad de las especies dentro de áreas que de otra forma estarían aisladas. La utilidad potencial de los corredores en la conservación de la diversidad biológica ha llamado mucho la atención, pero el valor propuesto para los corredores se basa más en la intuición que en evidencias empíricas. Sin embargo, estudios recientes de ecólogos como Nick Haddad de la Universidad Estatal de Carolina del Norte, están ofreciendo datos valiosos sobre el rol de los corredores para facilitar la dispersión entre manchas aisladas a escala de paisaje.

Nick Haddad estudia la influencia de los corredores en la dispersión y en la dinámica poblacional de especies de mariposas.

Eligió las mariposas como organismo en el que fijarse porque sus ciclos vitales están bien definidos, generalmente están asociadas a un rango estrecho de recursos y son relativamente fáciles de estudiar en espacios grandes.

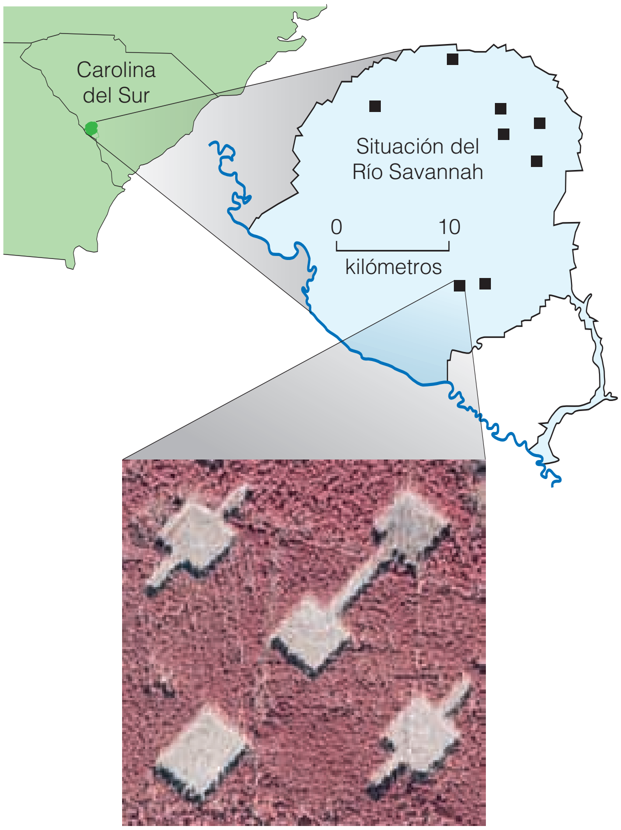


Figura 1 | Mapa de localizaciones de parcelas experimentales y fotografía aérea de un paisaje, en el cual se muestra la configuración de las manchas.

Para examinar los efectos de los corredores en la dispersión y en la dinámica poblacional de las especies de mariposas, en cooperación con el Servicio Forestal de los EE. UU., Haddad y sus colegas establecieron ocho parcelas de 50 ha. en el *Savannah River Site* de 1.240 km^2, un parque nacional de investigación ambiental de Carolina del Sur. Todos las parcelas estaban compuestas de bosques maduros (40 a 50 años de edad) dominados por pino palurdo (*Pinus Taeda)* y pino longifolio (*Pinus palustres*). En cada parcela, se crearon cinco manchas de hábitats de sucesión temprana mediante el corte y eliminación de todos los árboles y luego con la quema de las áreas aclaradas.

Haddad comparó las tasas de movimiento desde una mancha central de 1 ha, creada en el centro de cada parcela, a cuatro manchas periféricas, creadas al mismo tiempo, cada una a 150 m de la mancha central (Figura 1). Un corredor de 25 m de ancho conectaba la mancha central con una de las manchas periféricas («manchas conectadas»). Todas las otras manchas periféricas («manchas no conectadas») eran del mismo tamaño que el área de la mancha conectada más el área del corredor (1.375 ha), controlando así los efectos del aumento del área de la mancha en las manchas conectadas. A las manchas no conectadas se les agregó el área del corredor en forma de «alas» de 75 m que se proyectaban desde los lados de las manchas («manchas aladas») o como hábitats tradicionales agregados a las partes de atrás de las manchas «manchas rectangulares»). Al comparar las tasas de movimiento desde la mancha central a las manchas conectadas en comparación con el movimiento a las manchas no conectadas, pudieron demostrar la hipótesis de que los corredores funcionan como conductos de movimiento.

Para examinar los efectos de los corredores sobre las mariposas individuales, Haddad rastreo el movimiento de dos especies, la mariposa posteroculada común (*Junonia coenia)* y la mariposa de alas moteadas jaspeada *(Euptoieta claudia)*, ambas comunes en hábitats tempranos de la sucesión y raras en hábitats de bosques maduros en el *Savannah River Site*. Marcó las mariposas que se presentaban naturalmente en las manchas centrales y volvió a capturar a los individuos marcados en las manchas periféricas. Todas las mariposas capturadas fueron marcadas y se registró la localización de la captura inicial y de las posteriores recapturas.

La mariposa posteroculada común tuvo de tres a cuatro veces más probabilidad de trasladarse desde las manchas centrales a las manchas conectadas que a las manchas no conectadas y la mariposa de alas moteadas jaspeada tuvo dos veces más probabilidad de trasladarse por los corredores que a través de los bosques cuando se movía desde la mancha central (Figura 2). Ninguna de las mariposas tuvo más probabilidades de trasladarse a las manchas aladas que a las manchas rectangulares.

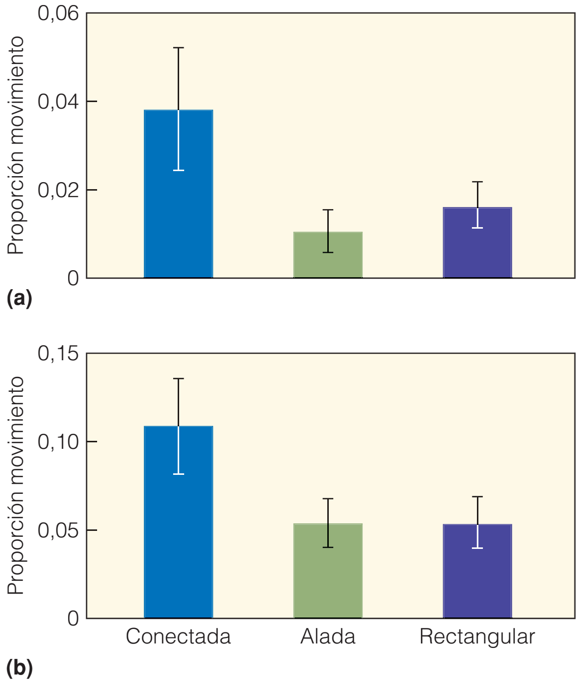


Figura 2 | Tasas de movimiento de especies de mariposas entre manchas conectadas y aisladas. *J. coenia* **(a)** y *E. claudia* **(b)** se movieron ambas entre manchas conectadas con más frecuencia que entre manchas aisladas. Los datos de ambos paneles son medias ± 1 error estándar para la proporción de individuos marcados en la mancha central y recapturados en manchas periféricas conectadas, aladas y rectangulares. Vaya a QUANTIFY it! en **www.ecologyplace.com** para efectuar intervalos de confianza y pruebas t.

Los resultados mostraron claramente que la presencia de un corredor facilitó el movimiento de ambas especies de mariposas entre las manchas conectadas, aún después de controlar el tamaño y la forma de la mancha. Pero en este experimento, se fijó la longitud del corredor en 150 m. ¿Cómo podría influir la longitud del corredor en los patrones de dispersión? Para examinar la influencia de la longitud del corredor en los patrones de dispersión de las mariposas, Haddad nuevamente creó parcelas y corredores experimentales en el *Savannah River Site*. El experimento consistió en parcelas cuadradas de igual tamaño (1,64 ha). El tamaño de las parcelas cuadradas se fijó en 128 m por lado y todas las parcelas se orientaron en la misma dirección. Dos características de las parcelas variaron: la distancia entre parcelas y la presencia o ausencia de un corredor de conexión. La distancia entre parcelas fue de 64, 128, 356 o 384 m (0,5, 1, 2 o 3 veces el ancho de la parcela).

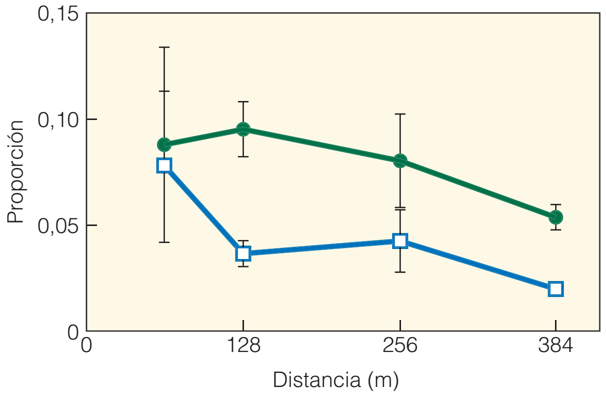


Figura 3 | Proporción media (± 1 error estándar) de individuos (machos) de *Jumonia* marcados en una parcela que se movieron a una de cuatro distancias de una parcela adyacente. Los círculos indican las proporciones medias de movimiento entre parcelas conectadas por un corredor y los cuadrados indican las proporciones medias de movimiento entre parcelas no conectadas.

En este estudio, Haddad examinó los patrones de movimiento de las mismas dos especies de mariposas, la posteroculada común (*Junonia coenia*) y la de alas moteadas jaspeada (*Euptoieta claudia*). Los resultados de los estudios de marcado, liberación y recaptura demostraron que los individuos de ambas especies se movían con más frecuencia entre parcelas conectadas por corredores que entre parcelas no conectadas, como se había observado en el estudio previo. Además, el movimiento entre parcelas se relacionó en forma negativa con la distancia entre parcelas (Figura 3) y la densidad de ambas especies de mariposas fue significativamente mayor en las parcelas conectadas.

Los estudios de Haddad y sus colegas han ampliado nuestra comprensión de la utilidad de los corredores para ayudar a los patrones de dispersión, un factor clave en la persistencia de poblaciones en un paisaje fragmentado. Su diseño único nos ha permitido demostrar hipótesis específicas con respecto a la influencia del tamaño y la forma de los corredores sobre su utilidad en los esfuerzos de conservación.

Bibliografía

Haddad, N. 1999a. Corridor and distance effects on interpatch movements: A landscape experiment with butterflies. *Ecological Applications* 9:612-22.

Haddad, N., and K. Baum. 1999b. An experimental test of corridor effects on butterfly densities. *Ecological Applications* 9:623-33.

Tewksbury, J., D. Levey, N. Haddad, S. Sargent, J. Orrock, A.Weldon, B. Danielson, J. Brinkerhoff, E. Damschen, and P. Townsend. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:12923-6.

1. ¿Qué características del ciclo vital podría esperar de una especie que se beneficia con la presencia de los corredores?

isla) y al sumar todas las especies, se puede predecir la cantidad esperada de especies en una mancha de hábitat. Al utilizar este enfoque, Ilkka Hanski y sus colegas han demostrado que la relación especie-área presentada en las Figuras 19.10 y 19.11 puede ser consecuencia de un modelo de metapoblación con una tasa de extinción dependiente del área y una tasa de colonización dependiente de la densidad.

A su vez, los estudios del paisaje están dando información que está expandiendo nuestra comprensión sobre la dinámica de metapoblaciones. Los estudios que exploran la forma en que funciona el patrón del paisaje para restringir los patrones de dispersión de especies (véase Perfil de investigadores: Nick M. Haddad) nos ofrecen una comprensión más profunda de este elemento clave de la dinámica de metapoblaciones. Del mismo modo, los estudios que examinan la forma en la que la geometría de la mancha (tamaño y forma de la mancha) controla el ambiente local de las manchas (véase el Apartado19.3) ofrecen una base para predecir la probabilidad de una colonización exitosa y extinción basadas en las características del ciclo vital de las especies y en las necesidades del hábitat.

19.7 | La frecuencia, intensidad y escala determinan el impacto de las perturbaciones

Los distintos patrones de las comunidades que vemos en el paisaje, como también las especies vegetales y animales que las habitan, están fuertemente influidos por las perturbaciones, tanto pasadas como presentes. Una **perturbación** es un hecho relativamente discreto, como un incendio, una tormenta de viento, una inundación, unas temperaturas extremadamente frías, sequías y epidemias, que interrumpen la función y la estructura de la comunidad. Las perturbaciones crean y a la vez están influidas por los patrones del paisaje. Por ejemplo, las comunidades en las colinas son más susceptibles de dañarse por causa de las tormentas de viento y de hielo, mientras que las comunidades de las riberas de los arroyos y los ríos son más susceptibles de sufrir una inundación. A su vez, estas perturbaciones producen un nuevo modelo de manchas en el paisaje.

Los ecólogos a menudo distinguen entre un acontecimiento de perturbación particular (una sola tormenta o incendio) y el régimen de perturbación o patrón de perturbación que caracteriza un paisaje durante un período de tiempo más largo. El régimen de perturbación posee características espaciales y temporales, las que incluyen un alcance o escala de intensidad, frecuencia y espacio. La **intensidad** se mide por la proporción del total de la biomasa o de la población de una especie, que la perturbación mata o elimina. Está influida por la magnitud de la fuerza física involucrada, como lo es la fuerza del viento o la cantidad de energía liberada durante un incendio. La **escala** se refiere a la extensión espacial del impacto de la perturbación relativa al tamaño del paisaje afectado. La **frecuencia** es la cantidad promedio de perturbaciones que ocurren dentro de un intervalo de tiempo en particular (Figura 19.14). El tiempo promedio entre las perturbaciones para un área determinada es el intervalo de retorno.

A menudo, la frecuencia de la perturbación está ligada a su intensidad y escala. Por ejemplo, las perturbaciones naturales que tienen lugar a pequeña escala, como la muerte individual de uno de los árboles más altos de un bosque tropical, suceden con bastante frecuencia. Por el contrario, las perturbaciones a gran escala, como un incendio, son más raros y ocurren de media una vez cada 50 a 200 años (véase Cuestiones de ecología: Los incendios de Yellowstone en 1988). En la zona intermareal oceánica, la acción abrasiva de las olas desprende los mejillones y las algas de las rocas a lo largo de la playa. En las praderas, los tejones y las marmotas cavan madrigueras y exponen pequeñas manchas de suelo mineral (véase Perfil de investigadores: Katherine N. Suding, en el Capítulo 13). El resultado de dichas perturbaciones a pequeña escala es la creación de un **claro**, una abertura que se vuelve como un lugar de regeneración centralizada y de crecimiento dentro de la comunidad. (La ecóloga vegetal A. S. Watt utilizó por primera vez el término *claro* en 1947.) La formación del claro dentro de la comunidad hace algo más que proporcionar el acceso al espacio típico de la colonización mediante nuevos individuos. Dentro del claro, el ambiente físico a menudo difiere de las condiciones del área circundante. Por ejemplo, el microclima en un claro creado por la muerte de la bóveda de un árbol se diferencia del clima del resto del bosque. La luz y la temperatura del terreno aumentan, mientras que la humedad del suelo y la humedad relativa disminuyen. Estas nuevas condiciones alientan la germinación y el crecimiento de las especies adaptadas al Sol y estimulan el crecimiento de árboles más pequeños ya establecidos en las capas inferiores (véase la Figura 6.14 y Perfil de investigadores: Kaoru Kitajima). La carrera se produce mientras los individuos crecen en altura; su destino estará determinado por la velocidad a la que las copas de los árboles que circundan el claro se pueden expandir para llenar la abertura.

Las respuestas de la comunidad ante las perturbaciones a mayor escala, como el fuego, la tala de árboles y otras formas de aclarado del terreno, producen respuestas que van más allá de la reorganización de poblaciones que ya ocupan el sitio. Las perturbaciones a gran escala ocasionan una reducción sustancial o incluso la eliminación de las poblaciones locales y de manera significativa modifican el ambiente físico del lugar. En estas situaciones, continúa un período de colonización. Algunas especies pueden ya estar

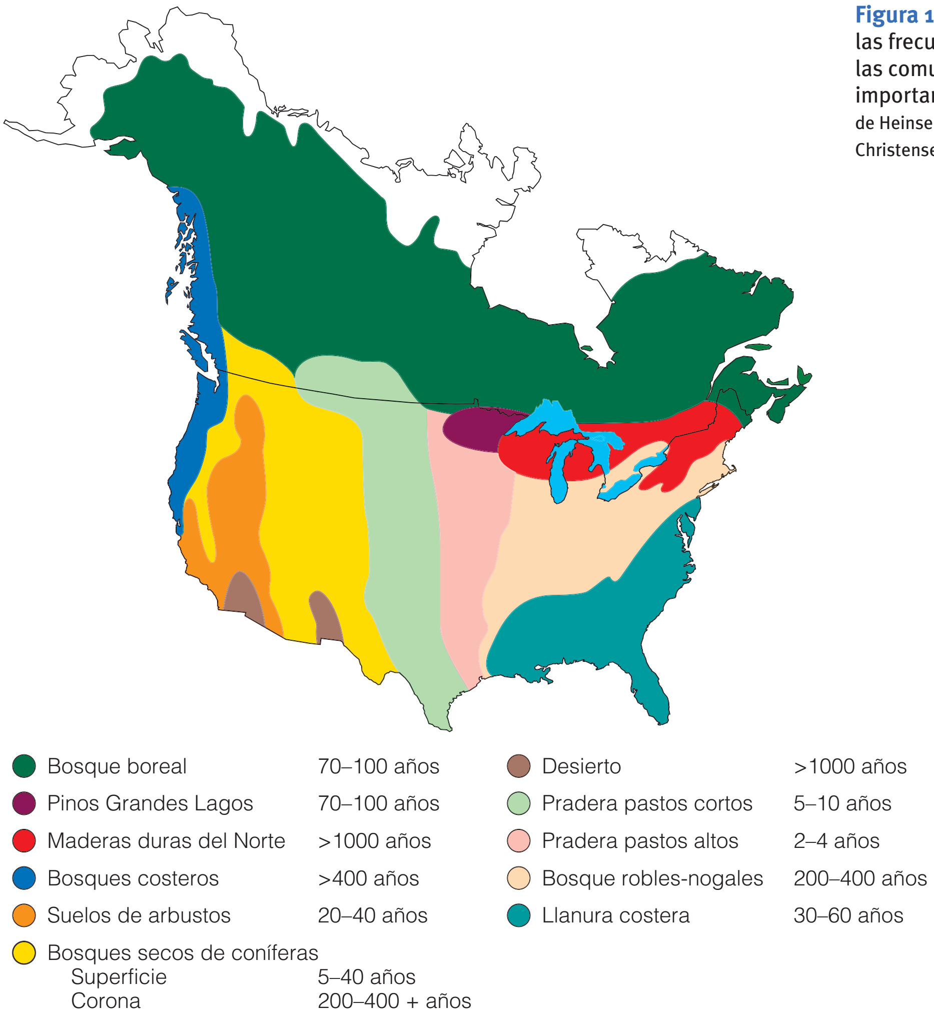

● Bosque boreal 70–100 años
● Pinos Grandes Lagos 70–100 años
● Maderas duras del Norte >1000 años
● Bosques costeros >400 años
● Suelos de arbustos 20–40 años
● Bosques secos de coníferas
Superficie 5–40 años
Corona 200–400 + años
● Desierto >1000 años
● Pradera pastos cortos 5–10 años
● Pradera pastos altos 2–4 años
● Bosque robles-nogales 200–400 años
● Llanura costera 30–60 años

Figura 19.14 | Mapa de Norteamérica que muestra las frecuencias generalizadas de incendios para las comunidades de vegetaciones más importantes. (Mapa de Aber y Melillo 1991. Datos de Heinselman 1973, 1981; Gray y Schlesinger 1981; Christensen 1981; Bormann y Likens 1979.)

presentes pero en letargo, como las semillas de las plantas herbáceas y leñosas, raíces y rizomas, brotes de tocón y plantones y árboles nuevos sobrevivientes. Otras especies colonizadoras son transportadas al sitio por el viento o los animales. La recuperación a largo plazo comprende el proceso de sucesión secundaria (tratada en el Capítulo 17) en la que la característica de las especies de la comunidad original reemplaza al final a las primeras especies colonizadoras.

19.8 | Los diferentes procesos naturales funcionan como perturbaciones

Muchas perturbaciones surgen de causas naturales, como las tormentas de viento y de hielo, los incendios, huracanes, inundaciones, superpoblación de herbívoros, insectos. Si bien la perturbación normalmente produce la muerte de los organismos y la pérdida de la biomasa, también puede funcionar como una poderosa fuerza para producir cambios en el ambiente físico. Las inundaciones por tormentas desvían las riberas, cambian el curso de los arroyos y de los ríos, remueven el fondo de los arroyos y vuelven a depositar los sedimentos, así como también transportan organismos acuáticos. Los vientos y las mareas altas derriban las dunas y permiten que el agua del mar invada la playa, cambiando la geomorfología de las islas (Figura 19.15). Al modificar la naturaleza de un ecosistema se favorece la supervivencia de algunas especies y eliminan otras, la perturbación puede tanto reducir como fomentar la diversidad de las especies.

El viento y el agua en movimiento son dos agentes poderosos de perturbación. Los grandes e inflexibles árboles de la bóveda forestal, así como también los árboles que crecen a campo abierto y en los bordes de los bosques, son vulnerables a las caídas a causa del viento. También lo son los árboles que crecen en suelos mal drenados; sus raíces superficiales no están bien arraigadas. Sobre las playas intermareales y sub-

Cuestiones de ecología | *Los incendios en Yellowstone de 1988*

Los incendios constituyen un factor importante en la estructura y dinámica de las comunidades forestales del Oeste americano y los bosques del Parque Nacional Yellowstone no son una excepción. Las evidencias de la larga historia de incendios fuera de control en Yellowstone pueden verse en los perfiles del suelo, sedimentos de lagos, deslizamiento de tierra y en árboles viejos en crecimiento que han sido marcados por el fuego. Aunque, desde la creación del parque en 1872, muchos de estos incendios han sido causados por actividades humanas, la mayoría de ellos han sido naturales. Con frecuencia se producen tormentas eléctricas por la tarde en las Rocosas del Norte, pero producen pocas lluvias, condición conocida como tormenta seca. En una estación normal, se observan miles de relámpagos en Yellowstone, sin embargo, la mayoría nunca produce un incendio. Para que ocurra ignición, debe haber suficiente combustible seco: materiales de plantas muertas. Como promedio, el material combustible se seca lo suficiente para producir el primer incendio del año en Yellowstone aproximadamente a mediados de junio.

Durante la mayor parte del siglo XX, los gerentes del parque consideraron al fuego como una fuerza destructiva que debía ser controlada. Sin embargo, en la década de los 40, los ecólogos comenzaron a reconocer que el fuego era un agente importante del cambio en los ecosistemas forestales del Oeste. Hacia la década de los 50 y de los 60, los gerentes de los parques nacionales y de los bosques nacionales de los Estados Unidos comenzaron a experimentar con quemas controladas, y hacia los años 70 Yellowstone y otros parques habían incorporado un plan de gestión de incendios naturales que permitió que se produjeran algunos incendios naturales. En los primeros 16 años de la política de incendios naturales de Yellowstone (1972-1987), se permitió que 235 incendios quemaran 13.662 km^2. Solamente 15 de esos incendios fueron mayores de 40 ha y todos ellos se extinguieron de forma natural. La respuesta del público a los incendios fue buena y el programa se consideró un éxito. Sin embargo, en el verano de 1988, el cuadro cambiaría drásticamente.

El verano de 1988 resultó ser el más seco en la historia registrada del parque. Sin embargo, hacia el 15 de julio, solamente se habían quemado 3.440 ha en el área más grande de Yellowstone y el comienzo de la estación de los incendios pareció no estar influenciada fuertemente por las condiciones inusualmente secas. Pero en el término de una semana, la actividad del fuego aumento a una velocidad creciente y la preocupación comenzó a aparecer.

El humo y la neblina en el parque empezaron a ser notados por los visitantes y, finalmente, llamó la atención de los medios de comunicación nacionales. En parte debido a la creciente preocupación del público, los gerentes del parque tomaron la decisión de suprimir los incendios, pero hacia finales del mes, la combinación de material combustible secos y los fuertes vientos hicieron que los incendios más grandes fueran prácticamente incontrolables. El 20 de agosto de 1988, el día más destructivo del verano, los fuertes vientos impulsaron el fuego a través de más de 60.000 ha. Más de 25.000 bomberos atacaron el fuego de Yellowstone ese verano, pero con escaso resultado. Los incendios continuaron quemando hasta que las primeras nieves del otoño lograron lo que no pudo uno de los mayores esfuerzos realizados en lucha contra incendios de la historia de los EE. UU. y hacia finales de septiembre los incendios comenzaron a apagarse.

En el momento en que los incendios se extinguieron, aproximadamente 4.850 km^2 de la región más grande de Yellowstone se habían quemado, incluyendo unos 3.200 km^2 dentro del Parque Nacional Yellowstone; aproximadamente el 36 por ciento de los 9.000 km^2 del parque (Figura 1). El impacto de los incendios sobre las comunidades vegetales y animales del área fue variado.

mareales, las olas poderosas mueven el canto rodado y desplazan los organismos sésiles. Esta acción limpia las zonas de sustratos duros, poniéndolos a disposición para volver a colonizarlos. Los huracanes representan perturbaciones del viento y del agua a gran escala que tiene un impacto devastador sobre los ecosistemas. En la región del Caribe, la frecuencia (intervalo de tiempo promedio entre sucesos) de los huracanes con la intensidad del Huracán Hugo, que azotara el Sudeste de Estados Unidos en 1989 (vientos de más de 166 km/h), ocurre una vez cada 50 a 60 años.

El incendio es un agente importante de perturbación, que altera los ambientes biológicos y físicos. En muchas regiones, el fuego es un determinante importante de los

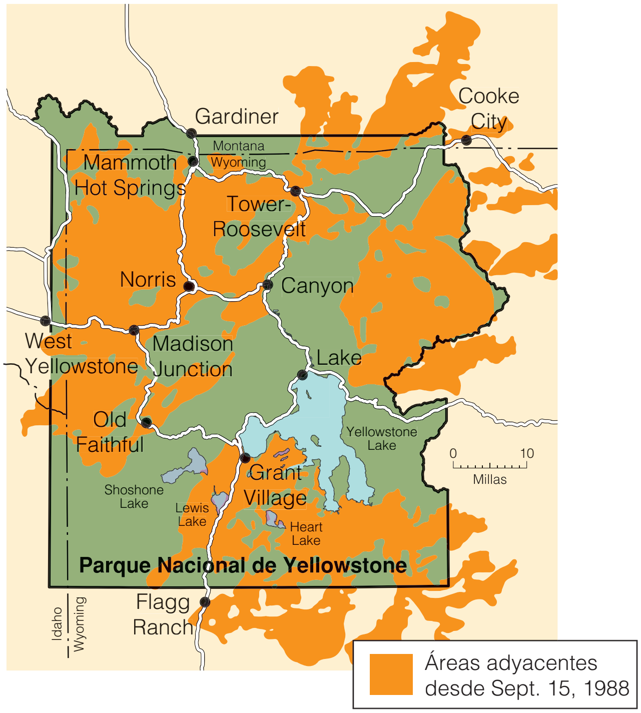


Figura 1 | Mapa del alcance de los incendios en el Parque Nacional Yellowstone y áreas adyacentes durante el verano de 1988.

Muchas de las áreas que se quemaron fueron dominadas por el pino de playa (*Pinus contorta*), una especie de conífera que mantiene piñas cerradas durante muchos años. Las semillas permanecen viables dentro de las piñas hasta que un incendio de copas destruye al grupo. Luego el calor abre las piñas y libera las semillas (fenómeno llamado serotinia) al lecho de siembra recién preparado. En estas áreas, los plantones de árboles recolonizaron las tierras rápidamente después del incendio. En otras áreas quemadas, los plantones de especies menos tolerantes al fuego, como los de la picea de Engelman, abeto alpino, pino de Oregón y pino blanco, habían comenzado a recuperarse también. Las comunidades de las praderas volvieron al aspecto anterior a los incendios en pocos años. Algunas de las especies de hierbas favorecidas por el alce fueron más abundantes después del incendio y se informó que los osos pastaban con más frecuencia en los lugares quemados que en los no quemados. Las aves que anidaban en cavidades, como el pájaro azul, tenían más árboles muertos para anidar. Sin embargo, las aves dependientes de los bosques maduros, como los búhos boreales, perdieron su hábitat.

El alcance de los incendios en el Parque Nacional Yellowstone durante el verano de 1988 dio como resultado una reevaluación de la política de incendios de los parques nacionales y bosques. Los gerentes suspendieron la política de permitir los incendios naturales y empezó a crecer la preocupación de que el fuego pudiese considerarse de nuevo una fuerza destructiva para controlar en lugar de un componente natural de estos ecosistemas. Tras una evaluación ecológica realizada por un grupo de científicos independientes, se desarrolló una política de gestión de incendios nacionales revisada y, hacia 1992, el Parque Nacional Yellowstone tuvo, de nuevo, un plan de gestión de incendios. El nuevo plan vuelve a dar importancia al incendio en la dinámica a largo plazo del ecosistema y permite que se produzcan incendios naturales pero bajo condiciones más estrictas. ●

1. Cómo podría funcionar realmente el mosaico de hábitats creados por los incendios en un paisaje mayor para aumentar la diversidad de especies dentro del Parque Nacional Yellowstone? (Sugerencia: piense en la hipótesis de las perturbaciones intermedias presentadas en el Capítulo 18 y en el concepto de paisaje como mosaico cambiante en estado estacionario presentado en el Apartado 19.10).
2. ¿Cómo podría influir la supresión de incendios naturales dentro de un paisaje en la escala e intensidad de futuros incendios?

patrones del paisaje. La pérdida de plantas y animales puede ser significativa, ya que reduce la biomasa y la diversidad de la especie. El incendio también consume material muerto en pie, desperdicios vegetales acumulados y materia orgánica del suelo; se liberan sus contenidos nutritivos. El fuego prepara el suelo para las semillas de algunas especies de árboles exponiendo el suelo mineral. Al quitar alguna o toda la vegetación anterior, el fuego puede conducir al aumento de la disponibilidad de luz, agua y nutrientes de las plantas restantes (supervivientes) y de las recientemente asentadas. Su tasa de retorno está influida por las sequías, acumulación e inflamabilidad del combustible (biomasa), y la intensidad depende de la materia quemada y de la interferencia humana. Antes del asenta-

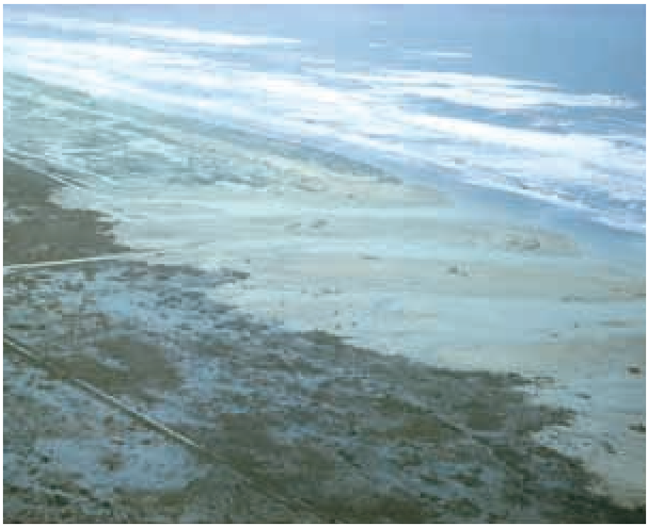


Figura 19.15 | La erosión de las dunas de la costa por las tormentas crea aberturas en las dunas frontales, produciendo áreas de inundación.

miento europeo en Norteamérica, los incendios ocurrían cada 3 años en las praderas del Medio Oeste (véase Figura 19.14). En los ecosistemas forestales, la frecuencia de los incendios tiene grandes diferencias, dependiendo del tipo de bosque. Los frecuentes incendios que solamente queman la capa superficial pueden tener un intervalo de retorno de 1 a 25 años, mientras que los incendios que destruyen los árboles de la bóveda pueden tener un intervalo de retorno de 50, 100 o incluso 300 años (Figura 19.16).

El pastoreo de los animales locales es una causa común de perturbación. Por ejemplo, en el Sudoeste de los Estados Unidos, el ganado vacuno local dispersa las semillas de mezquite (*Prosipis* spp.) y otros arbustos por medio de sus excrementos, fomentando que estas especies invadan las praderas con pastoreo excesivo. La perturbación de los herbívoros no está limitada a las especies domésticas. En muchas partes del Este de Norteamérica, las superpoblaciones del ciervo de Virginia (*Odiocoilus virginanus*) han diezmado las plantas herbáceas y los arbustos del sotobosque (Figura 19.17), ha eliminado la regeneración del bosque y destruido el hábitat para la vida silvestre del sotobosque. El elefante africano (*Loxodonta africana*) ha sido considerado por mucho tiempo una gran influencia en el desarrollo de las comunidades de la sabana. La combinación de alta densidad y movimiento restringido, limitada a los confines de los parques nacionales y a las áreas de conservación, puede ocasionar la destrucción de los bosques a gran escala.

El castor (*Castor canadensis*) modifica muchas áreas forestales en Norteamérica y Europa. Al hacer presas en los arroyos, el castor altera la estructura y dinámica de los ecosistemas del agua que fluye. Con las presas, los arroyos inundan las tierras bajas, los castores convierten las forestaciones en pantanos. Las charcas detrás de las presas o

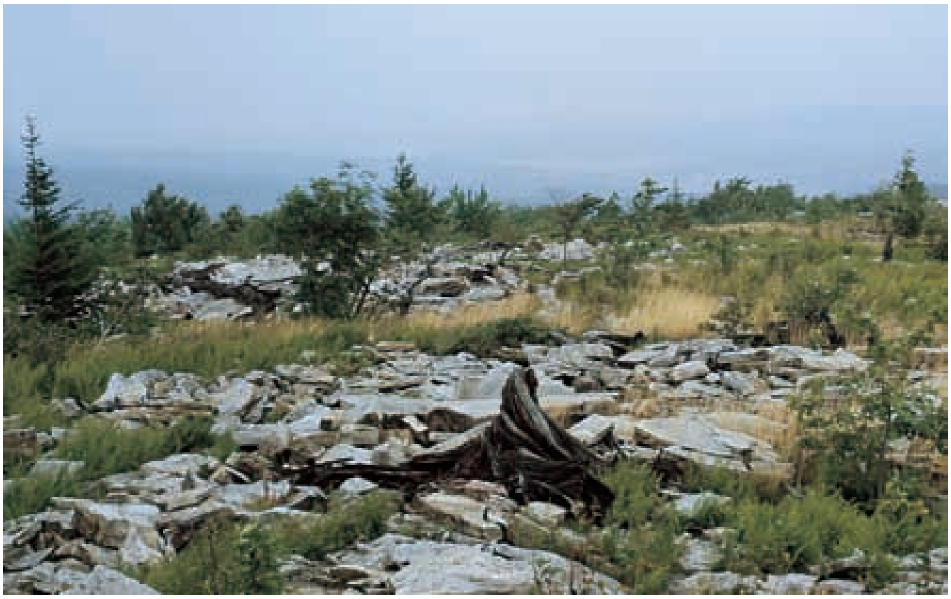


Figura 19.16 | Los incendios de gran intensidad tienen una gran influencia sobre los ecosistemas. Después de la tala a mediados del siglo XIX de un bosque de abetos, localizado en el área de Alleghany Plateau en Virginia Occidental, se produjeron fuertes incendios sobre el terreno, alimentados por las grandes cantidades de astillas y tocones, dejando al descubierto el lecho rocoso y el suelo de piedra. El bosque nunca se recuperó.

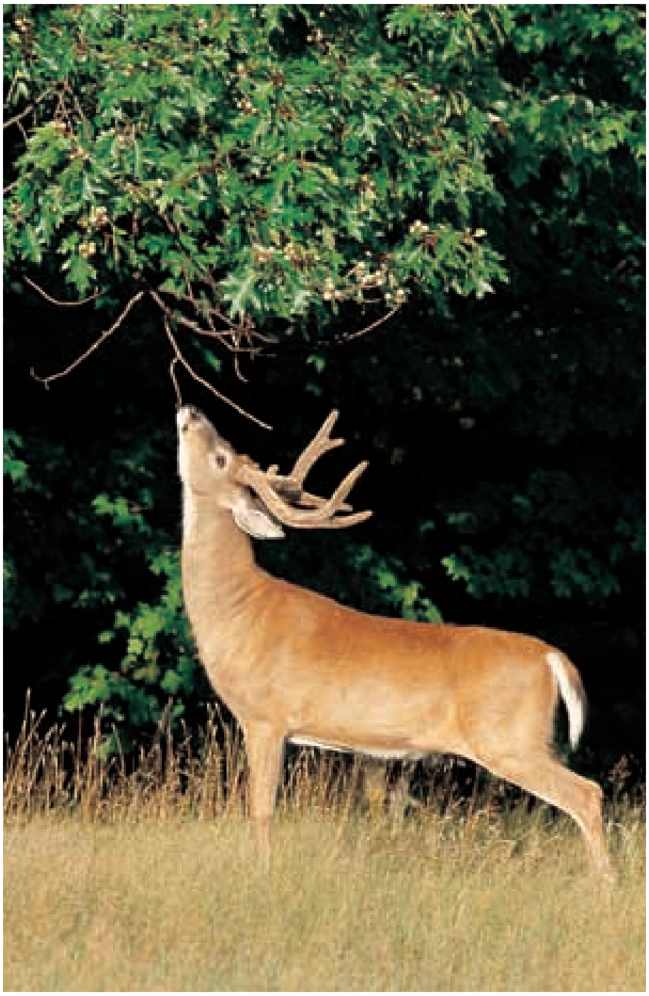


Figura 19.17 | La densidad de alta población del ciervo de Virginia en el Este de los Estados Unidos puede ocasionar la eliminación de las plantas del sotobosque y originar en los árboles del bosque una «línea de brote». La línea de brote es el punto más alto que el ciervo puede alcanzar para alimentarse.

embalses se vuelven cuencas sedimentarias. Al alimentarse de álamo, sauce y abedul, los castores mantienen las formaciones vegetales de estos árboles, que de lo contrario serían reemplazadas por posteriores especies de la sucesión. De esta forma, la acción de los castores crea una diversidad de ambientes (charcas, prados abiertos, matorrales de sauce y álamo) dentro del paisaje.

Las aves pueden parecer una causa improbable de cambios importantes en la vegetación. Sin embargo, en las tierras bajas a lo largo de las costa Oeste de la Bahía del Hudson, la gran cantidad del ánsar nival (*Chen caerulescens caerulescens*) ha afectado a los pantanos de agua dulce y salobre. El ánsar nival escarba buscando raíces y rizomas de gramíneas al comienzo de la primavera y pasta de manera intensa las hojas de hierbas y juncias en el verano. El brusco aumento en la cantidad de gansos ha desmontado grandes áreas de vegetación, ocasionando la erosión de la turba y la exposición de gravas glaciales subyacentes. Las especies vegetales que colonizan estas parcelas se diferencian de la vegetación pantanosa circundante, ocasionando un mosaico de parcelas en el paisaje.

La aparición de insectos tales como la mariposa lagarta y la oruga de los brotes de las piceas quitan el follaje de grandes áreas de bosque y causan la muerte o reducen el crecimiento de los árboles afectados. Las infestaciones por la mariposa lagarta de un bosque de maderas nobles puede producir una tasa de mortalidad del 10 al 50 por ciento (véase Cuestiones de ecología: Dispersión asistida por humanos). La infestación de pinos y formaciones de abetos por parte de la oruga de brotes de piceas puede producir un 100 por ciento de mortalidad. El impacto de los insectos del bosque es muy intenso en grandes extensiones homogéneas de bosques ocupadas por árboles viejos.

19.9 | La perturbación humana crea algunos de los efectos de mayor duración

Algunas de las perturbaciones de mayor duración en el paisaje las induce el ser humano. La actividad humana tiene un impacto más profundo sobre los ecosistemas que las perturbaciones naturales dado que se mantiene a lo largo del tiempo, comprendiendo el manejo continuo de un ecosistema. Uno de los cambios radicales más permanente en las comunidades vegetales ocurre cuando se sustituyen comunidades naturales por terrenos cultivados y de pastoreo. Muchos de nosotros tenemos la idea que la agricultura es una perturbación relativamente reciente. De hecho, las poblaciones humanas prehistóricas cultivaban semillas y convertían la tierra para pastoreo hace 5000 años. Sus actividades cambiaban el patrón del paisaje al extender o reducir las gamas de las plantas herbáceas y leñosas, permitiendo la invasión y la propagación de las especies oportunistas y alterando la estructura dominante en los bosques.

Otra perturbación a gran escala es la tala de árboles (véase el Capítulo 27). La perturbación del bosque depende de los métodos empleados para la tala, que van desde quitar solamente los árboles seleccionados hasta cortar todo el bosque. En la tala selectiva, se quitan solamente los árboles maduros o los grupos de árboles diseminados por el bosque. El corte selectivo produce solamente claros en la bóveda del bosque (véase el Apartado 27.9). Por lo tanto, mientras esta forma de quitar la madera puede minimizar la escala de perturbación, también puede cambiar la composición de las especies y la diversidad dado que favorece a las especies de árboles tolerantes a la sombra por encima de las intolerantes a la sombra.

La corta a matarrasa implica quitar todos los árboles, favoreciendo la reproducción de las especies intolerantes a la sombra. No obstante, a menos que los silvicultores manejen con cuidado estas áreas despejadas, la erosión puede perturbar el ecosistema, afectando no solamente sobre la recuperación del sitio, sino también sobre las comunidades acuáticas adyacentes.

19.10 | El paisaje representa un mosaico cambiante de comunidades

A diferencia del mosaico del artista mostrado en la Figura 19.2 que ha sobrevivido sin cambios durante siglos, el mosaico de las comunidades que definen el paisaje está siempre cambiando a lo largo del tiempo. Las perturbaciones, grandes y pequeñas, frecuentes e infrecuentes, alteran las estructuras biológicas y físicas de las comunidades que conforman el paisaje, dando lugar al proceso de sucesión. Esta visión del paisaje sugiere **un mosaico cambiante** compuesto por teselas, cada una en una fase de desarrollo de la sucesión (Figura 19.18). Los ecólogos F. Herbert Borman y Gene Likens aplicaron este concepto para describir el proceso de sucesión en los paisajes forestados, usando el término estado estacionario de mosaico cambiante. El término *estado estacionario* es una descripción estadística de un grupo de teselas, el estado promedio del bosque. En otras palabras, el mosaico de teselas mostrado en la Figura 19.18 no es estático. Cada tesela está cambiando de manera continua. La alteración provoca que las parcelas en el mosaico actualmente clasificadas como tardías de la sucesión reviertan a tempranas de la sucesión. Las parcelas actualmente clasificadas como tardías de la sucesión experimentan cambios en la composición de las especies y las especies tardías de la sucesión pasarán a dominar. Si bien el mosaico está cambiando continuamente, la composición promedio del bosque (promedio de todas las parcelas) puede permanecer bastante constante, en un estado estacionario. Este ejemplo de una población de parcelas en continuo cambio que permanece bastante constante al observarla de manera colectiva en vez de individual es muy similar al concepto de una distribución de edad estable presentada en el Capítulo 10 (Apartado 10.7). En una población con una distribución de edad estable, la proporción de individuos de cada clase de edad permanece constante aún incluso si los individuos entran y salen continuamente de la población a través de los nacimientos y las muertes.

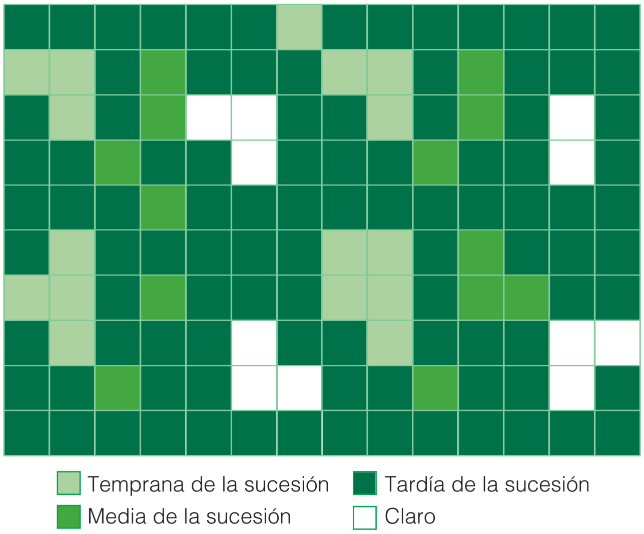


Figura 19.18 | Representación de un paisaje forestado como un mosaico de parcelas en diferentes etapas de desarrollo de la sucesión. Si bien cada parcela está cambiando de manera constante, la característica promedio del bosque puede permanecer relativamente constante, en un estado estacionario.

Volviendo al ejemplo de la campiña de Virginia en la Figura 19.1, ahora podemos observar el mosaico de comunidades (bosque, campos, campo de golf, plantación de pino, lago y viviendas) no como una imagen estática sino como un paisaje dinámico. La mayor parte de las tierras forestadas fueron una vez campos y tierras de pastoreo. Durante la última parte del siglo XIX y comienzos del siglo XX, cuando disminuyó la agricultura en la región, los granjeros abandonaban sus campos y la tierra cambiaba a bosque (véase Cuestiones de ecología: Bosques americanos). El mosaico actual de cobertura del terreno se mantiene mediante procesos activos, muchos de los cuales son formas de perturbaciones inducidas por el ser humano. Dentro de estas parcelas, las comunidades funcionan como islas, algunas conectadas por medio de corredores. Sus poblaciones son parte de metapoblaciones más grandes unidas por la dispersión de individuos. A medida que el tiempo transcurre, el paisaje continuará cambiando. Los patrones de utilización del terreno cambiarán sus límites; la sucesión alterará la estructura de las comunidades y las perturbaciones naturales como los incendios y las tormentas formarán nuevas dinámicas dentro del mosaico.

Resumen

Paisajes (19.1)

Los paisajes consisten en mosaicos de comunidades que se relacionan e interactúan las unas con las otras. El estudio de las causas y las consecuencias de estos modelos espaciales es la ecología de paisaje. Las diferentes manchas del paisaje tienen su propio y único origen, de manchas de vegetación original que resiste a manchas introducidas que requieren mantenimiento por parte del ser humano. Una cantidad de factores ambientales interactúa para crear el patrón del paisaje, incluyendo la geología, topografía, suelos, clima, procesos bióticos y perturbaciones.

Límites y bordes (19.2)

El lugar donde se encuentran las orillas de dos parcelas diferentes es una frontera. Una frontera puede ser inherente, producido por un brusco cambio ambiental, como una característica topográfica o un cambio en el tipo de suelo o una frontera puede ser inducido, creado por alguna forma de alteración que se limita en extensión y cambios a través del tiempo. Algunos límites pueden ser angostos y abruptos; otros pueden ser anchos para formar una zona de transición, o ecotono, entre manchas adyacentes. Una frontera también posee una estructura vertical que influye sobre una pendiente física entre las manchas. Funcionalmente, una frontera conecta las parcelas a través de flujos o corrientes de material, energía y organismos. Normalmente, las zonas de transición entre las manchas tienen gran riqueza de especies dado que incluyen especies de comunidades adyacentes y también de especies oportunistas adaptadas a las fronteras, un fenómeno llamado efecto borde.

Fragmentación, tamaño de parcela y diversidad (19.3)

Existe una relación positiva entre área y diversidad de especies. En general, las áreas grandes soportan más especies que las áreas pequeñas. El aumento de la diversidad de especies con el aumento del tamaño de mancha está relacionado con una serie de factores. Muchas especies son sensibles al área; es decir, necesitan manchas de hábitats grandes, intactos. Las áreas más grandes típicamente van acompañadas de una cantidad mayor de microhábitats y, en consecuencia, soportarán una mayor cantidad de especies. Otra característica del tamaño de la parcela tiene que ver con las diferencias entre los hábitats provistos por los ambientes del borde e interiores. Al contrario de las especies del borde, las especies interiores necesitan condiciones ambientales halladas en el interior de las manchas grandes, lejos de los cambios abruptos en las condiciones ambientales asociadas con los ambientes de borde.

Biogeografía insular (19.4)

La teoría de la biogeografía insular propone que la cantidad de especies que mantiene una isla representa un equilibrio entre la inmigración y la extinción. La distancia de la isla al continente o a la fuente de potenciales inmigrantes influye en los porcentajes de inmigración. De esta manera, las islas que están más distantes de un continente recibirían menos especies inmigrantes que las islas más cercanas al continente. El área de una isla influye sobre las tasas de extinción. Dado que las islas pequeñas mantienen menores cantidades de individuos de una especie y tienen menor variación en el hábitat, experimentan mayores tasas de extinción que en las islas grandes. En las manchas de hábitat, como en las islas, las áreas amplias admiten más especies que las zonas pequeñas.

Corredores (19.5)

Uniendo una parcela con otra están los corredores, franjas de hábitat similares a la parcela pero diferente de la matriz circundante. Los corredores actúan como conductos o caminos, funcionan como filtros o barreras y proporcionan rutas de dispersión entre las parcelas.

Metapoblaciones (19.6)

La fragmentación del hábitat y la explotación del ser humano han reducido muchas especies a poblaciones aisladas o semiaisladas. Estas subpoblaciones que viven en los hábitats fragmentados forman metapoblaciones. Mantenerlas depende del movimiento de los individuos entre las manchas de hábitat. La teoría de la dinámica de la metapoblación aporta un mecanismo para comprender los patrones de la riqueza de las especies en las manchas de hábitat.

Características de las perturbaciones (19.7)

La perturbación, un acontecimiento discreto que altera las comunidades y poblaciones, también inicia la sucesión y origina diversidad. Las perturbaciones tienen características espaciales y temporales. Las de pequeña escala hacen claros en el sustrato o vegetación, creando parcelas de diferente composición o estadio de la sucesión. Las perturbaciones a gran escala favorecen las especies oportunistas. Las perturbaciones graves pueden reemplazar a toda la comunidad por completo. De gran importancia ecológica son la intensidad, la frecuencia y el intervalo de retorno. Las perturbaciones demasiado frecuentes pueden eliminar a determinadas especies.

Perturbaciones naturales (19.8)

El incendio es una perturbación natural a gran escala. Posee efectos beneficiosos y adversos. Otros regímenes importantes de perturbación natural incluyen el viento, inundaciones, tormentas y animales.

Perturbaciones humanas (19.9)

Las perturbaciones importantes inducidas por el ser humano incluyen el talado de árboles, la minería, la agricultura y el desarrollo. Producen cambios profundos, a menudo permanentes, en el paisaje.

El paisaje es un mosaico cambiante (19.10)

El paisaje es dinámico y las teselas están en diferentes etapas de desarrollo y perturbaciones. Esto sugiere un patrón de paisaje que representa un mosaico cambiante. El término *estado estacionario* es una descripción estadística de un grupo de parcelas; el estado promedio del paisaje.

Preguntas de estudio

1. ¿De qué manera el estudio del patrón espacial es la característica que define la ecología del paisaje?
2. ¿Cómo dan origen las variaciones en el ambiente físico (geología, topografía, suelos y clima) a los patrones del paisaje en su región? Compare estos patrones con la influencia que las actividades humanas han tenido en la definición del mosaico de comunidades que forman el paisaje circundante.
3. ¿Cuáles son las diferencias entre frontera, borde y ecotono?
4. ¿Por qué los bordes y ecotonos con frecuencia alimentan una mayor diversidad de especies que las comunidades adyacentes?
5. ¿Cómo cambia la relación entre proporción del borde y hábitat interior con el aumento del tamaño de la parcela? ¿Cómo cambia la diversidad de especies con el aumento del tamaño de parcela?
6. La teoría de la biogeografía insular prevé la riqueza de las especies de las comunidades insulares como un equilibrio entre los procesos de colonización y de extinción local. ¿En qué forma puede esta teoría aplicarse a las manchas de hábitat aisladas en los ambientes terrestres?
7. ¿Cómo influye el tamaño insular y el aislamiento (distancia a las islas vecinas) en los patrones de diversidad de especies?
8. ¿Cómo se relaciona la teoría de la biogeografía insular con el modelo de la dinámica de la metapoblación desarrollada por Richard Levins y presentada en el Capítulo 12 (Apartado12.2)?
9. ¿Cómo ayudan los corredores a mantener la diversidad de las parcelas de hábitats?
10. Distinga entre los siguientes términos aplicados a las perturbaciones sobre el paisaje: escala, intensidad, frecuencia.
11. ¿Cómo ha cambiado el paisaje que rodea a su hogar o vecindario desde que era una niña o niño? ¿Qué procesos han sido los responsables de estos cambios?

Bibliografía adicional

Cadenasso, M. L., S. T. A. Pickett, K. E. Weathers, and C. D. Jones. 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* 53:750-8.

Este artículo proporciona un marco para el estudio de las fronteras ecológicas. El marco se centra en el flujo de organismos, materiales y energía en mosaicos heterogéneos del paisaje.

Forman, R. T. T. 1995. *Land mosaics: The ecology of landscapes and regions.* New York: Cambridge Univ. Press.

Síntesis de vanguardia que explora la ecología de paisajes heterogéneas, donde los procesos naturales y las actividades humanas interactúan especialmente para producir un mosaico continuo en cambio.

Harris, L. D. 1988. Edge effects and the conservation of biotic diversity. *Conservation Biology* 2:330-2.

Este breve artículo es una introducción a una serie de manuscritos en esta edición de la revista que examina el rol de las comunidades de borde en la ecología de la conservación. Este artículo brinda una buena introducción al desarrollo del concepto de efecto de borde en ecología.

Johnson, H. B. 1976. *Order upon the land.* Oxford: Oxford Univ. Press.

Este libro provee una perspectiva histórica y el análisis del impacto de las primeras prácticas de inspección y colonización en el paisaje americano.

McDonnell, M. J., and S. T. A. Pickett. 1990. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: An unexploited opportunity for ecology. *Ecology* 71:1232-7.

En este excelente artículo se desarrolla el marco para estudiar la transición de ambientes rurales a urbanos para comprender mejor la influencia de las actividades humanas sobre los patrones y procesos ecológicos en el paisaje más amplio.

Romme, W. H., and D. H. Knight. 1982. Landscape diversity: The concept applied to Yellowstone Park. *BioScience* 32:664-70.

Aplicación anticipada de los principios de la ecología del paisaje en el parque nacional Yellowstone. Este artículo provee una aplicación práctica de la teoría del paisaje para comprender el patrón y el proceso en todo este amplio territorio.

Rosenberg, D. K., B. R. Noon, and E. C. Meslow. 1997. Biological corridors: Forms, function and efficiency. *BioScience* 47:677-87.

Una excelente introducción al tema de los corredores del paisaje. Este artículo de revisión presenta numerosos ejemplos de investigación de campo que enfrentan el rol de los corredores en la ecología de la conservación.

Strayer, D. L., M. E. Power, W. F. Fagen, S. T. Pickett, and J. Belnap. 2003. A classification of ecological boundaries. *BioScience* 53:723-9.

En este artículo se presenta una clasificación de los atributos de los límites en relación a su origen y mantenimiento, su estructura espacial, función y su dinámica temporal.

Turner, M. 1989. Landscape ecology: The effects of pattern and process. *Annual Review of Ecology and Systematics* - 20:171-97.

Uno de los primeros análisis del campo emergente de la ecología del paisaje. En este artículo se provee un análisis de términos y conceptos centrales en la teoría de los paisajes ecológicos.

Turner, M. 1998. Landscape ecology. In S. I. Dodson, T. F. H. Allen, S. R. Carpenter, A. R. Ives, R. L. Jeanne, J. F. Kitchell, N. E. Langston, and M. G. Turner, eds. Ecology. Oxford: *Oxford* Univ. Press.

Este capítulo muy bien escrito es una excelente introducción a la ecología del paisaje de una de los investigadores líderes en este campo.

Urban, D., R. V. O'Neill, and H. H. Shugart. 1987. Landscape ecology. *BioScience* 37:119-27.

Uno de los primeros y más importantes artículos sobre el desarrollo de la ecología del paisaje. Este artículo muy bien escrito e ilustrado brinda una buena introducción a muchos de los conceptos centrales de la ecología del paisaje.

Séptima parte | Ecología del ecosistema

Capítulo 20 Energética del ecosistema P. 444
Capítulo 21 Descomposición y circulación de nutrientes P. 470
Capítulo 22 Ciclos biogeoquímicos P. 496

El Parque Nacional de los volcanes de Hawai, ubicado en la isla de Hawai, es uno de los lugares más dinámicos del planeta Tierra: la actividad volcánica en el parque forma nuevas tierras sin cesar mientras la lava fluye hacia el océano. Expuesta al Sol y al viento, la superficie lisa y dura de los ríos de lava fríos crea un ambiente difícil para el establecimiento y desarrollo de las plantas. Sin embargo, en los lugares en donde existen grietas, las plantas encuentran un ambiente más adecuado para colonizar. Algunas especies vegetales, como los líquenes, los helechos y la especie arbórea nativa (*ohia-lehua*), logran tolerar estas condiciones adversas y son los primeros en aparecer. Las temperaturas son más moderadas en las grietas que están a la sombra; la humedad se acumula al recorrer las superficies adyacentes; el polvo y materia orgánica arrastrados por el viento se acumulan en estas áreas protegidas, donde el material tiene menos probabilidades de ser arrastrado por el viento. Estos primeros colonizadores se establecen en las grietas más escondidas, donde obtienen los escasos nutrientes y humedad. El liquen *Stereocaulon volcani* y el árbol perenne *Myrica faya* son capaces de fijar el nitrógeno atmosférico (véase el Apartado 15.11). A medida que se establecen estas plantas, realizan un importante aporte al proceso de cambio ambiental al proteger el sustrato del Sol y contribuir con materia orgánica, que resulta fundamental para la retención de la humedad del suelo y la disponibilidad de nutrientes. Como las raíces de las plantas crecen hacia abajo, ayudan al proceso de descomposición del sustrato al resquebrajar la lava de forma mecánica. Enseguida aparece una delgada capa orgánica y, con el transcurso del tiempo, otras especies vegetales se establecen debajo de la cubierta protectora de los colonizadores originales. Este proceso continúa en el tiempo a medida que las plantas colonizadoras modifican las condiciones ambientales, lo que facilita la llegada de otras especies hasta que, finalmente, se forma un bosque.

Como se ha analizado en los capítulos anteriores, la distribución y abundancia de las especies y la estructura biológica de la comunidad varían en respuesta a las condiciones ambientales. No obstante, como se observa del ejemplo de la sucesión de plantas en los ríos de lava de Hawaii, tampoco se puede negar que los organismos en sí definan una parte del ambiente físico. Es este vínculo inseparable entre el ambiente biológico (la comunidad) y el ambiente físico lo que llevó a A. G. Tansley a definir el término *ecosistema* en un artículo de la revista *Ecology* en 1935. Tansley afirmó:

> La concepción más fundamental es... el sistema completo (en el sentido de la física), incluyendo no sólo el complejo formado por organismos, sino también todo el complejo de factores físicos que forman lo que denominamos ambiente... No es posible separarlos [los organismos] del ambiente particular con el que forman un sistema físico... Los sistemas así formados... [son] las unidades básicas de la naturaleza sobre la faz de la Tierra... Estos ecosistemas, como es posible denominarlos, son de los más diversos tipos y tamaños.

En el concepto de ecosistema, los componentes biológicos y físicos del ambiente constituyen un único sistema interactivo.

El concepto de ecosistema trajo consigo una nueva manera de enfocar el estudio de la naturaleza. Dada la diversidad de la vida en cualquier comunidad, la perspectiva taxonómica debía dar lugar a un enfoque más funcional de considerar la naturaleza. Si se analiza la ecología de un bosque con un ecólogo de poblaciones o comunidades, se obtendrá una historia de las especies: la dinámica poblacional, las interacciones, las redes tróficas y los patrones de diversidad. Por otro lado, si se hablara del mismo bosque con un ecólogo de ecosistemas, surgirá un panorama más abstracto: la historia de la energía y la materia, en la que el límite entre los componentes bióticos y abióticos del bosque suele ser difuso. Desde el punto de vista del ecólogo de ecosistemas, el bosque es un sistema compuesto de autótrofos, heterótrofos y el ambiente abiótico, en donde cada uno de los componentes procesa e intercambia energía y materia.

Los autótrofos, o productores primarios, son en su mayoría plantas verdes. Estos organismos emplean la energía solar en la fotosíntesis (véase el Apartado 6.2) para transformar los compuestos inorgánicos en compuestos orgánicos simples. Los heterótrofos o consumidores, utilizan los compuestos orgánicos producidos por los autótrofos como fuente de alimento. Mediante la descomposición, los heterótrofos finalmente transforman estos compuestos orgánicos complejos en compuestos inorgánicos simples que son empleados de nuevo por los productores primarios. El componente heterotrófico del ecosistema suele dividirse a su vez en dos subsistemas: consumidores y descomponedores. Los consumidores se alimentan en gran parte de tejidos vivos, mientras que los descomponedores transforman la materia muerta en sustancias inorgánicas.

El componente abiótico consiste en aire, agua, suelo, sedimentos, partículas, materia orgánica disuelta en ecosistemas acuáticos y materia orgánica muerta. La totalidad de la materia orgánica muerta proviene de los restos de plantas y consumidores y se transforman gracias al trabajo de los descomponedores. Esta materia orgánica muerta es crucial para la circulación interna de nutrientes en el ecosistema (véase el Capítulo 20).

El motor de empuje del ecosistema es la energía solar, la cual, utilizada por los productores primarios, fluye de los productores a los consumidores y descomponedores y, finalmente, se disipa en forma de calor.

Al igual que la comunidad, el ecosistema es un concepto espacial: presenta límites. Asimismo, al igual que en la comunidad, estos límites resultan difíciles de definir. A simple vista, un ecosistema de laguna está claramente separado y diferenciado del ambiente terrestre que lo rodea. Una observación más detallada, sin embargo, revela un límite menos diferenciado entre los ecosistemas acuático y terrestre. Algunas plantas costeras, como las eneas, pueden estar parcialmente sumergidas o tener raíces en los suelos circundantes y explotar por medio de ellas las aguas subterráneas poco profundas. Los anfibios se trasladan entre la costa y el agua. A la laguna caen hojas de los árboles circundantes que se agregan a la materia orgánica muerta que alimenta a la comunidad de descomponedores que habitan en el fondo del agua.

A pesar de estas dificultades, los ecosistemas en teoría presentan límites espaciales y, habiendo definido los límites, es posible observar un ecosistema en el contexto del ambiente de su entorno. Los intercambios del entorno hacia el ecosistema se denominan entradas, mientras que los que provienen del interior del ecosistema y van al entorno son salidas. Un ecosistema sin entradas se llama **ecosistema cerrado**; uno con entradas se denomina **ecosistema abierto**. Las entradas y salidas, así como los intercambios de energía y materia entre los componentes del ecosistema, forman la base del análisis de los siguientes tres capítulos sobre la energética del ecosistema (Capítulo 20), la circulación de nutrientes (Capítulo 21) y los ciclos biogeoquímicos (Capítulo 22).

Como se verá en los siguientes capítulos, el estudio de los ecosistemas se apoya en los conceptos y conocimientos que se han desarrollado hasta el momento. En cierto sentido, proporciona un marco de integración para los conocimientos acumulados sobre la adaptación, las poblaciones, las comunidades y el ambiente físico.

Capítulo 20 | Energética del ecosistema

20.1 Las leyes de la termodinámica dirigen el flujo de energía
20.2 La energía fijada mediante el proceso de fotosíntesis constituye la producción primaria
20.3 La temperatura, la luz y los nutrientes controlan la producción primaria en los ecosistemas terrestres
20.4 La temperatura, la luz y los nutrientes controlan la producción primaria en los ecosistemas acuáticos
20.5 La asignación de energía y la forma de vida vegetal influyen en la producción primaria
20.6 La producción primaria varía con el tiempo
20.7 La producción primaria limita la producción secundaria
20.8 Los consumidores difieren en la eficiencia de producción
20.9 Los ecosistemas cuentan con dos cadenas tróficas principales
20.10 Los flujos de energía por los niveles tróficos pueden cuantificarse
20.11 La eficiencia de consumo determina la vía del flujo de energía en el ecosistema
20.12 La energía disminuye en los niveles tróficos sucesivos

La luz solar que inunda la Tierra es la mayor fuente de energía que mantiene el funcionamiento del planeta. La energía solar llega a la Tierra en forma de luz en partículas energéticas conocidas como fotones. Cuando estos fotones llegan a la atmósfera, el suelo y el agua, parte de ellos se transforman en otra forma de energía —el calor— que calienta la Tierra y la atmósfera (véase el Capítulo 3), impulsa el ciclo de agua (véase el Capítulo 4) y produce las corrientes de aire (vientos) y agua (véanse los Capítulos 3 y 4). Algunos de los fotones que llegan a las plantas se transforman en energía fotoquímica utilizada en la fotosíntesis (véase el Capítulo 6). Esta energía, almacenada en los enlaces químicos de los carbohidratos y otros compuestos basados en el carbono, se convierte en fuente de energía para los demás organismos vivos. De este modo, la historia de la energía en un ecosistema es en gran parte la historia del carbono en forma de materia orgánica, es decir, los tejidos vivos y muertos de plantas y animales.

Todos los procesos ecológicos son el resultado de la transferencia de energía; los ecosistemas no difieren de los sistemas físicos como la atmósfera en el sentido de que se encuentran sujetas a las mismas leyes físicas. En el presente capítulo se explorarán las vías, la eficiencia y las constricciones que caracterizan el flujo de energía en el ecosistema. En primer lugar, no obstante, se examinarán las leyes físicas que gobiernan el flujo de energía.

20.1 | Las leyes de la termodinámica dirigen el flujo de energía

La energía existe en dos formas: potencial y cinética. La **energía potencial** es la energía almacenada, es decir, capaz y disponible para llevar a cabo los trabajos. La **energía cinética** es la energía en movimiento y funciona a expensas de la energía potencial. Existen al menos dos tipos de trabajo: el almacenamiento de energía y la organización u ordenamiento de la materia.

Dos leyes de termodinámica dirigen el gasto y almacenamiento de energía. La **Primera Ley de la Termodinámica** afirma que la energía no se crea ni se destruye: es posible que cambie de forma, se traslade de un lugar a otro o actúe sobre la materia de diferentes maneras, aunque, a pesar de cualquier transferencia y transformación que ocurra, no se produce ninguna ganancia o pérdida en la energía total. La energía simplemente se transforma de una forma a otra o de un lugar a otro. Cuando se quema madera, la energía potencial que se pierde de los enlaces moleculares de la madera equivale a la energía cinética que se libera en forma de calor. Cuando se produce una reacción química como resultado de la pérdida de energía del sistema, la reacción es **exotérmica**.

Por otro lado, algunas reacciones químicas deben absorber energía para que se desarrollen: éstas se denominan reacciones **endotérmicas**. En este caso también se cumple la primera ley de la termodinámica. En la fotosíntesis, por ejemplo, las moléculas de los productos de la reacción (monosacáridos) almacenan más energía que las moléculas originales que se combinan para formar estos productos. La energía extra que se almacena en los productos se obtiene de la luz solar que utiliza la clorofila de las hojas (véase el Capítulo 6). De nuevo, no se produce ninguna ganancia o pérdida en la energía total. Si bien la cantidad de energía total en cualquier reacción, como la quema de madera, no aumenta ni disminuye, la mayor parte de la energía potencial se degrada a una forma que es incapaz de trabajar. Se transfiere al entorno como calor. A esta reducción en la energía potencial se le denomina **entropía**. La transferencia de energía implica la **Segunda Ley de la Termodinámica**, la cual afirma que, cuando se transfiere o transforma la energía, parte de ella adopta una forma que no puede trasladarse. La entropía aumenta. Cuando se quema carbón en una caldera para producir vapor, una parte de la energía crea el vapor mientras que la otra se dispersa en forma de calor en el aire del entorno. Lo mismo sucede con la energía del ecosistema. A medida que ésta se transfiere de un organismo a otro en forma de alimento, si bien una porción se almacena como energía en los tejidos vivos, gran parte de ella se disipa como calor: la entropía aumenta.

A simple vista parece que los sistemas biológicos no cumplen con la segunda ley de la termodinámica. La tendencia de la vida es producir orden en el desorden, disminuir en lugar de incrementar la entropía. La segunda ley, en teoría, se aplica a los sistemas cerrados en los que no se intercambia energía o materia con el entorno. Con el transcurso del tiempo, los sistemas cerrados tienden hacia la máxima entropía; finalmente, se agota la energía disponible para trabajar. Sin embargo, los sistemas vivos son sistemas abiertos con una permanente entrada de energía mediante la radiación solar, que proporciona los medios necesarios para contrarrestar la entropía.

20.2 | La energía fijada mediante el proceso de fotosíntesis constituye la producción primaria

El flujo de energía en un ecosistema terrestre comienza con el aprovechamiento de la luz solar por parte de los organismos autótrofos. La tasa a la que la fotosíntesis convierte la energía radiante en compuestos orgánicos se denomina producción primaria, debido a que se trata de la primera forma básica de almacenamiento de energía.

La **producción primaria bruta** es la tasa total de fotosíntesis o la energía asimilada por los autótrofos. Al igual que todos los demás organismos, los autótrofos deben emplear energía en el proceso respiratorio (véase el Capítulo 6). La tasa de almacenamiento de energía como materia orgánica tras la respiración es la **producción primaria neta**, que puede describirse mediante la siguiente ecuación:

$$\begin{matrix}\text{Producción} & & \text{Producción} & & \text{Respiración}\\ \text{primaria neta} & = & \text{primaria bruta} & - & \text{de los autótrofos}\\ \text{(PPN)} & & \text{(PPB)} & & \text{(R)}\end{matrix}$$

La producción en general se expresa en unidades de energía por unidad de superficie por unidad de tiempo: kilocalorías por metro cuadrado por año (kcal/m^2/año). Sin embargo, la producción también puede expresarse en unidades de materia orgánica seca: (g/m^2/año). Como señaló el ecólogo Eugene Odum, en todas estas definiciones, el término *producción* y la frase *tasa de producción* pueden emplearse de forma indistinta. Incluso cuando se utiliza la palabra *producción*, siempre se supone o se sobreentiende un elemento temporal y, por lo tanto, es necesario indicar el intervalo de tiempo.

La cantidad de materia orgánica acumulada que se encuentra en un área en determinado período es la **biomasa en pie**. La biomasa se expresa en general como gramos de materia orgánica por metro cuadrado (g/m^2) o alguna otra unidad de superficie adecuada. La biomasa difiere de la producción. Ésta última es la tasa a la que la fotosíntesis crea materia orgánica, mientras que la primera es la cantidad presente en determinado período.

El método más simple y habitual que se utiliza para medir la producción primaria neta en los ecosistemas terrestres es el cálculo del cambio en la biomasa en pie (BP) durante determinado intervalo de tiempo ($t_2 - t_1$): $\Delta BP = BP(t_2) - BP(t_1)$. Asimismo, deben reconocerse las dos posibles pérdidas de biomasa en el período de tiempo: la pérdida de biomasa a causa de la muerte de plantas (D) y debido al consumo por organismos consumidores (C). El cálculo de la producción primaria neta, entonces, será: $PPN = (\Delta BP) + D + C$ (véase Cuantificando la ecología 20.1: Cálculo de la producción primaria neta mediante datos obtenidos por satélite).

En los ecosistemas acuáticos, el método más frecuente para calcular la producción primaria neta es el método de la botella clara/oscura (Figura 20.1). Debido a que el oxígeno es uno de los productos más fáciles de medir tanto en la fotosíntesis como en la respiración (véase el Apartado 6.1), una manera adecuada de medir la producción primaria en un ecosistema acuático es el cálculo de la concentración del oxígeno disuelto. En un conjunto de «botellas claras» de vidrio, se incuba una muestra de agua del ecosistema acuático (con los organismos relacionados) durante determinado período de tiempo. Si la fotosíntesis resulta mayor que la respiración, el oxígeno se acumulará en el agua, proporcionando una estimación de la producción primaria neta. Asimismo, se incuba agua por el mismo período de tiempo en otro conjunto de «botellas oscuras» (pintadas de negro para evitar que llegue luz al agua). Dado que la falta de luz impedirá la fotosíntesis, el contenido de oxígeno del agua disminuirá en función de la respiración. De este modo, la diferencia entre los valores de oxígeno en las botellas clara (fotosíntesis + respiración) y oscura (respiración) al final del período de tiempo proporcionará un cálculo de la fotosíntesis total, o producción primaria bruta.

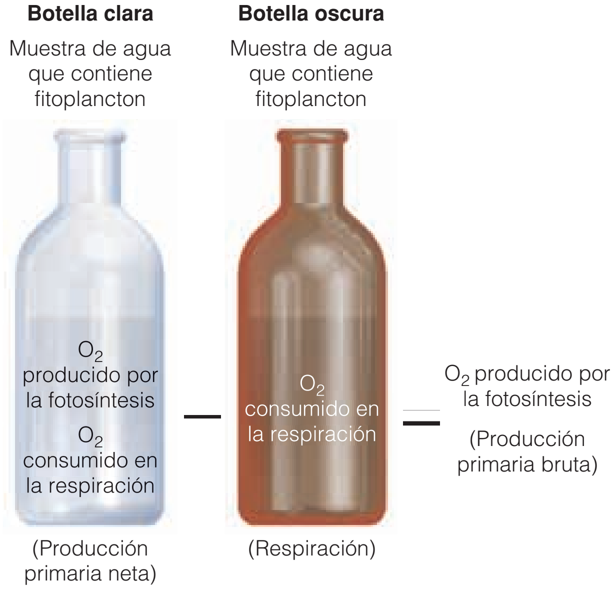

Botella clara
Muestra de agua que contiene fitoplancton
Botella oscura
Muestra de agua que contiene fitoplancton
O_2 producido por la fotosíntesis
O_2 consumido en la respiración
O_2 consumido en la respiración
O_2 producido por la fotosíntesis
(Producción primaria bruta)
(Producción primaria neta)
(Respiración)

Figura 20.1 | Se emplean pares de botellas claras y oscuras para medir la fotosíntesis (producción bruta), la respiración y la producción primaria neta del fitoplancton en los ecosistemas acuáticos. Se coloca una muestra de agua que contiene el fitoplancton (productores primarios) en ambas botellas y se incuba por un período de tiempo. En la botella clara el O_2 se produce en la fotosíntesis y se consume en la respiración. El cambio (aumento) resultante en la concentración de O_2 representa la diferencia en las tasas a las que transcurren estos dos procesos: la producción primaria neta. Ante la falta de luz para impulsar el proceso de fotosíntesis, sólo se lleva a cabo la respiración en la botella oscura. Como consecuencia, la concentración de O_2 disminuye. La diferencia entre las concentraciones de O_2 en el agua de las botellas clara y oscura al final del período de incubación representa la tasa de O_2 que se produce en la fotosíntesis: producción primaria bruta.

20.3 | La temperatura, la luz y los nutrientes controlan la producción primaria en los ecosistemas terrestres

Diversos factores ambientales, incluyendo el clima, afectan a la producción en los ecosistemas terrestres. Se representan los cálculos medidos de la producción primaria neta de varios ecosistemas terrestres en la Figura 20.2 en relación con la precipitación media anual (Figura 20.2a) y la temperatura media anual (Figura 20.2b) de cada uno de los sitios. La producción primaria neta aumenta con el incremento en la temperatura y precipitación media anual. El aumento de la temperatura media anual se relaciona directamente con la radiación solar anual interceptada en el sitio, lo que refleja un incremento en la temperatura media diaria y la longitud de la estación de crecimiento. Ésta última se define como el período (cantidad de días) durante la cual las temperaturas son lo suficientemente cálidas como para mantener la fotosíntesis. Como resultado de esto, los sitios con temperaturas medias anuales más elevadas suelen mantener mayores tasas de fotosíntesis y se relacionan con un período de tiempo más prolongado en el que se produce la fotosíntesis (Figura 20.3).

Como se analizó en el Capítulo 6, para que haya fotosíntesis y producción, la planta debe abrir el estoma para absorber el CO_2. Al hacerlo, pierde agua de la hoja en el entorno, por lo que, para mantener el estoma abierto, las raíces deben reponer el agua perdida. Cuanto mayores sean las precipitaciones, más agua estará disponible para la transpiración. La cantidad de agua disponible para la planta, por lo tanto, regula no sólo la fotosíntesis, sino también la cantidad de hojas (superficie que transpira) que puede mantenerse (véase el Apartado 6.10). La combinación de estos factores determina la tasa de producción primaria.

Si bien los dos gráficos de la Figura 20.2 indican los efectos independientes de la temperatura y la precipitación

Cuantificando la ecología 20.1 | Cálculo de la producción primaria neta mediante datos obtenidos por satélite

Los ecólogos terrestres emplean diversas técnicas para calcular la producción primaria neta de un sitio. Los métodos varían desde recortar parcelas de muestra en praderas para calcular la producción de hierba estacional o medir el diámetro de crecimiento de árboles individuales en un bosque o la medición continua del intercambio de dióxido de carbono entre la vegetación y la atmósfera. El cálculo de la producción primaria para una superficie mayor, no obstante, necesita un nivel de muestreo que, por lo general, no resulta viable. Una manera que los ecólogos emplean en la actualidad para calcular la producción primara neta de grandes superficies es un sencillo modelo basado en la eficiencia máxima de captación de carbono (dióxido de carbono) en plantas por cada unidad de luz solar que absorben las hojas (gramos de C por unidad de energía solar por segundo). Muchos investigadores han estimado esta eficiencia máxima (denominada $e_{\max}$) para diversas especies y ecosistemas, y han descubierto que la cantidad máxima de carbono fijada a los tejidos vegetales por unidad de luz solar absorbida es de aproximadamente 0,4-0,8 g de C por megajulio de energía solar. Estos resultados se aplican a los ecosistemas naturales. Los sistemas agrícolas de alta producción que se irrigan y fertilizan pueden presentar valores de $e_{\max}$ superiores a 2,0.

Mediante este enfoque, la producción primaria neta (PPN) puede calcularse por medio de la siguiente ecuación:

$$PPN = APAR \times e_{\max} \times Efact$$

donde APAR representa la radiación fotosintéticamente activa absorbida (megajulio por unidad de superficie por año), $e_{\max}$ indica la eficiencia máxima de utilización de la luz y *Efact* es un factor que tiene en cuenta los procesos que impiden que la planta alcance la $e_{\max}$ (como las limitaciones en recursos o las temperaturas extremas). Se han propuesto varias técnicas para calcular el *Efact*, aunque en general éste se expresa como función de la precipitación, temperatura y nutrientes. La clave de este enfoque es obtener un cálculo de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que la bóveda vegetal absorbe en determinada área y, para ello, los ecólogos han recurrido a la tecnología de los satélites. Los satélites meteorológicos de la Administración Nacional para los Océanos y la Atmósfera (NOAA) cuentan con un sensor abordo que registra la reflectancia espectral de las porciones visibles e infrarrojas del espectro electromagnético (véase la Figura 3.4). El AVHRR (radiómetro avanzado de muy alta resolución) del satélite de la NOAA proporciona una cobertura global a una resolución espacial de 1,1 km al menos una vez al día durante las horas diurnas.

Debido a que las plantas verdes emplean PAR (Radiación fotosintética activa) (400-700 nm) en el proceso de fotosíntesis, presentan un patrón de reflectancia espectral única en las longitudes de onda visibles e infrarrojas cercanas. Se ha empleado esta firma espectral única para desarrollar un índice de vegetación que distingue a las plantas vivas de las rocas, suelo y agua del entorno. El índice normalizado de vegetación (NDVI) se calcula de la siguiente manera:

$$NDVI = \frac{(NIR - VIS)}{(NIR - VIS)}$$

donde NIR y VIS son las reflectancias de la bóveda en la parte infrarroja cercana (700-1200 nm) y visible (400-700 nm) del espectro, respectivamente.

Debido a que la vegetación presenta una reflectancia característicamente elevada en la NIR y reducida en la VIS, el NDVI aumenta con la creciente absorción de la PAR. Por lo tanto, se ha utilizado el índice NDVI para predecir la APAR a escala regional y global con el fin de ser utilizado en el sencillo modelo de PPN presentado anteriormente. Se muestra un ejemplo de la aplicación de este enfoque en Cuestiones de ecología: Apropiación humana de la producción primaria neta. ●

en la producción primaria, en realidad la influencia de ambos factores se encuentra estrechamente vinculada. Las temperaturas de aire cálidas aumentan el potencial de evaporación y, en consecuencia, incrementan las tasas de transpiración y demanda de agua de la planta (véase el Apartado 3.6). Si las temperaturas son cálidas pero la disponibilidad de agua es baja, la producción también será reducida. Por el contrario, si las temperaturas son bajas, las tasas de fotosíntesis y producción permanecerán reducidas a pesar de la disponibilidad de agua. Esta interacción entre la temperatura y el agua en el proceso de producción primaria neta explica el alto grado de variación en la producción primaria neta observada en las Figuras 20.2a y 20.2b ante el aumento de los valores de temperatura y precipita-

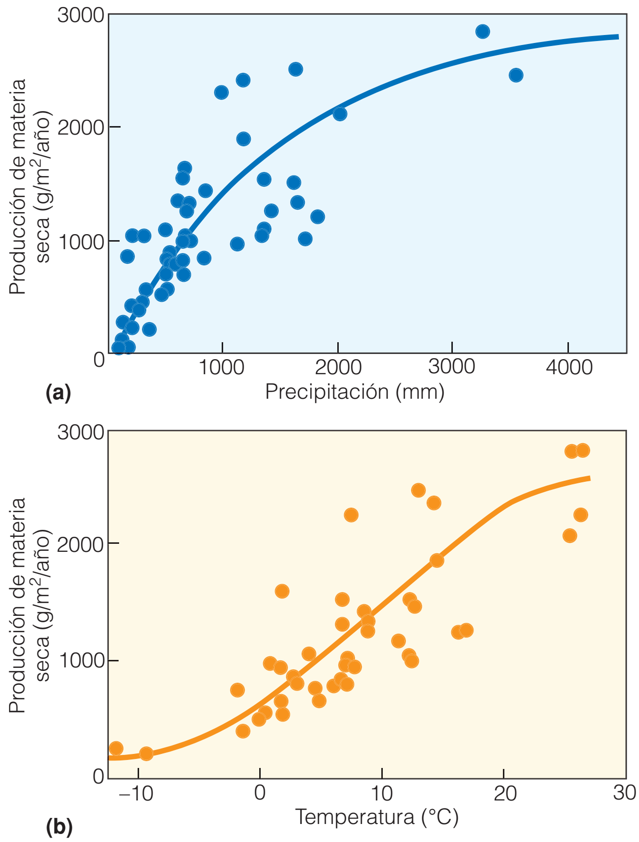


Figura 20.2 | Producción primaria neta para varios ecosistemas terrestres en función de **(a)** la precipitación media anual y **(b)** la temperatura media anual. (Adaptado de Reichle 1970.)

ción media anual. Por ejemplo, en la Figura 20.2a, los valores de producción primaria neta para los sitios que presen-

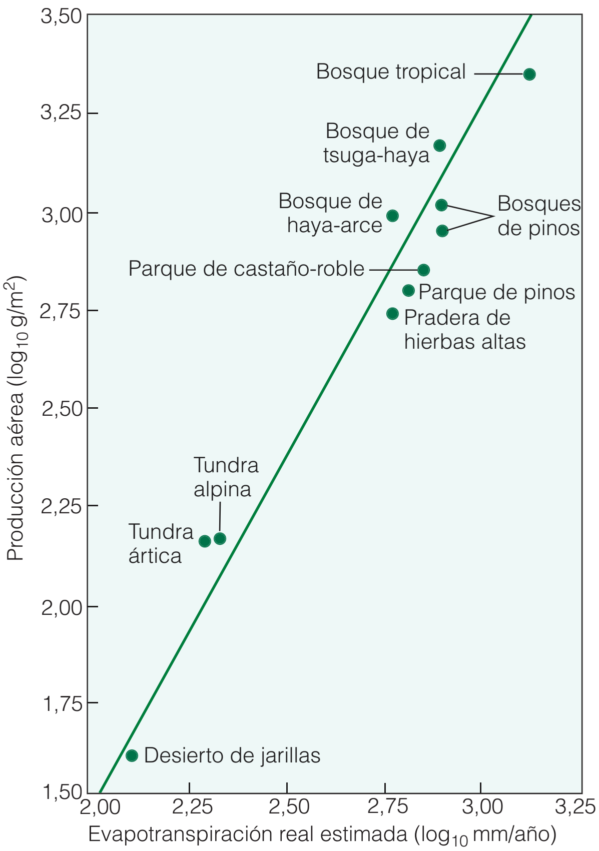
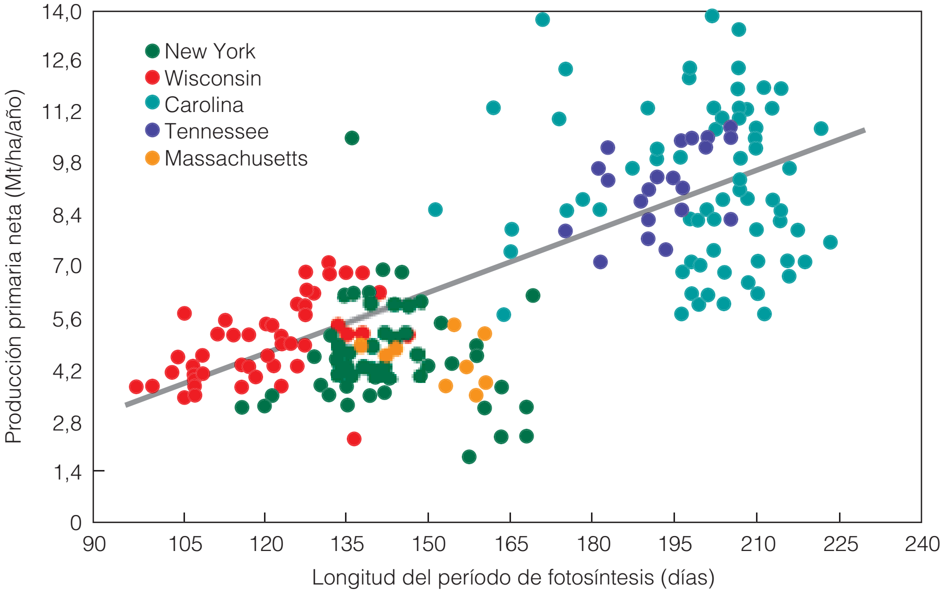


Figura 20.4 | Relación entre la producción primaria neta aérea y la evapotranspiración (real) de varios ecosistemas terrestres. La evapotranspiración —la combinación de la evaporación y la transpiración de un sitio— depende de la precipitación y la temperatura (véase el Capítulo 4). (Adaptado de MacArthur y Connell 1966.)

Figura 20.3 | Relación entre la producción primaria neta y la longitud de la estación de crecimiento para los bosques caducifolios del Este de Norteamérica. Cada punto representa un sitio del bosque. La línea (regresión) indica la tendencia general de creciente producción ante el aumento de la longitud de la estación de crecimiento (en gran parte una función de la latitud). (Adaptado de Leith 1975.)



tan una temperatura media anual en torno a los 12 °C varían entre un mínimo de 900 y un máximo de más de 2500 g/m^2/año. Este intervalo de valores refleja las diferencias en la correspondiente precipitación media anual de dichos sitios. Del mismo modo, en la Figura 20.2b la variación en los valores de producción primaria neta para los sitios que reciben aproximadamente la misma precipitación anual muestra diferencias en la temperatura media anual.

Es la combinación de temperaturas cálidas y una disponibilidad de agua adecuada para la transpiración la que permite la producción primaria más elevada. Este patrón se refleja en la Figura 20.4, que relaciona la producción primaria neta de varios ecosistemas con los cálculos de evapotranspiración real (ETR). Ésta última constituye el valor combinado de la evaporación superficial y la transpiración (véase el Apartado 4.1). Refleja tanto la demanda como el suministro de agua del ecosistema. La demanda varía en función de la radiación entrante y la temperatura, mientras que el suministro se regula de acuerdo a la precipitación.

La influencia del clima en la producción primaria de los ecosistemas terrestres se refleja en los patrones globales presentados en la Figura 20.5. Estos patrones de producción muestran los patrones globales de temperatura y precipitación explicados en el Capítulo 3 (véanse las Figuras 3.6 y 3.15). Además, se sintetizan los cálculos medidos de la producción primaria neta para varios ecosistemas en la Tabla 20.1. Las regiones de mayor producción primaria neta se ubican en la zona ecuatorial, donde la combinación de temperaturas cálidas y precipitación durante todo el año mantiene elevadas tasas de fotosíntesis y superficie foliar (selva tropical lluviosa). Hacia el Norte y Sur del Ecuador, la estacionalidad de la precipitación aumenta (véase el análisis de la zona de convergencia intertropical, Apartado 3.7), lo que reduce la estación de crecimiento y, por lo tanto, también los valores de producción primaria neta. En las regiones templadas (latitudes medias), la creciente estacionalidad de la temperatura reduce la temperatura media anual y limita la longitud de la estación de crecimiento (véase la Figura 20.3). Además, a medida que uno se traslada de la costa al interior de los continentes, tanto la temperatura como la precipitación media anual disminuyen (véase el Capítulo 3), reduciendo los valores de producción primaria neta.

Además del clima, la disponibilidad de nutrientes esenciales necesarios para el desarrollo de las plantas ejerce un efecto directo en la producción del ecosistema. Como se analizó en el Capítulo 6 (Apartado 6.12), la disponibilidad de nutrientes en el suelo afecta a la tasa de absorción de nutrientes, la fotosíntesis y el crecimiento vegetal, dando como resultado un patrón general de creciente producción primaria neta ante el incremento de la disponibilidad de nutrientes del suelo.

John Pastor, de la Universidad de Minnesota, estudió junto con sus colegas el papel de la disponibilidad de nitrógeno en los patrones de producción primaria de diferentes tipos de bosque en la Isla Blackhawk, Wiscon-

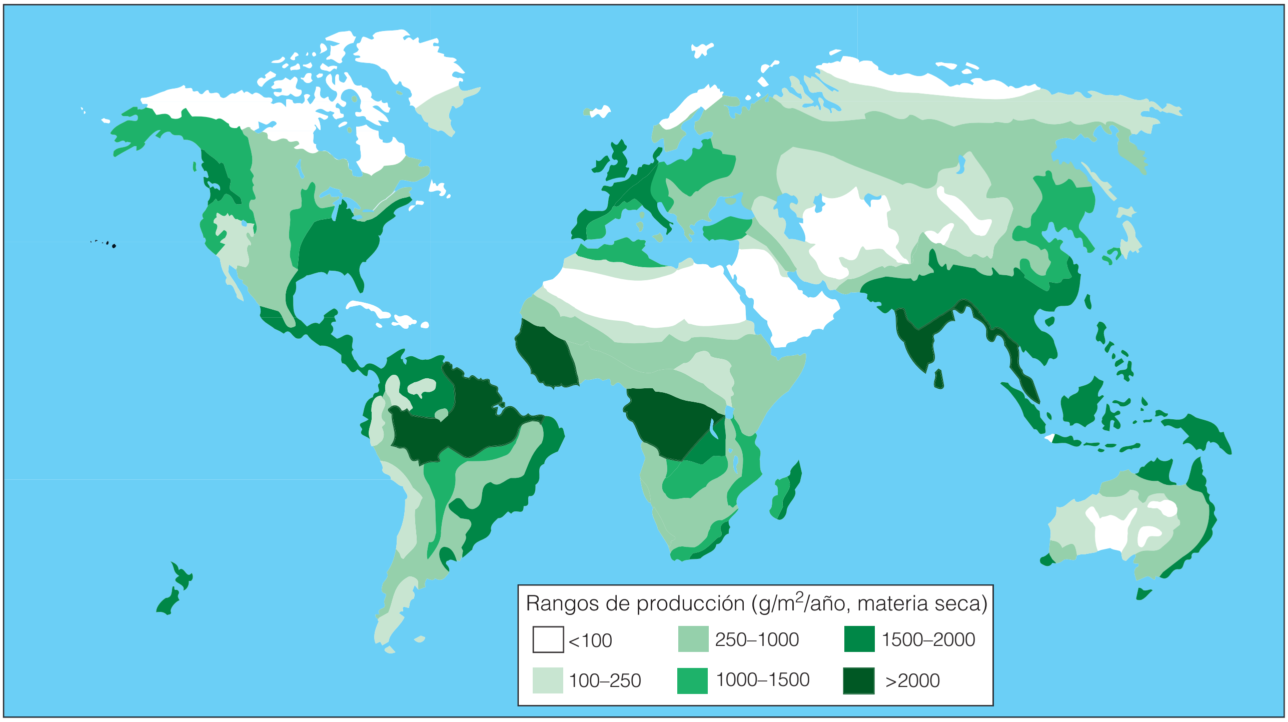


Figura 20.5 | Mapa mundial de la producción primaria para la superficie terrestre (ecosistemas). (Adaptado de Golley y Leigh 1972.)

Tabla 20.1 | Producción primaria neta y biomasa vegetal de los ecosistemas mundiales

Ecosistema (en orden de producción)	Superficie (10^6 km^2)	Producción primaria neta media por unidad de superficie (g/m^2/año)	Producción primaria neta mundial (10^9 Mt/año)	Biomasa media por unidad de superficie (kg/m^2)
Continentales				
Selva tropical lluviosa	17,0	2.000,0	34,00	44,00
Bosque tropical estacional	7,5	1.500,0	11,30	36,00
Bosque templado perenne	5,0	1.300,0	6,40	36,00
Bosque templado caducifolio	7,0	1.200,0	8,40	30,00
Bosque boreal	12,0	800,0	9,50	20,00
Sabana	15,0	700,0	10,40	4,00
Tierra cultivada	14,0	644,0	9,10	1,10
Bosque y matorral	8,0	600,0	4,90	6,80
Pradera templada	9,0	500,0	4,40	1,60
Tundra y prado alpino	8,0	144,0	1,10	0,67
Matorral desértico	18,0	71,0	1,30	0,67
Roca, hielo, arena	24,0	3,3	0,09	0,02
Pantano y marjal	2,0	2.500,0	4,90	15,00
Lago y arroyo	2,5	500,0	1,30	0,02
Total continental	**149,0**	**720,0**	**107,09**	**12,30**
Marinos				
Lechos de algas y arrecifes	0,6	2.000,0	1,10	2,00
Estuarios	1,4	1.800,0	2,40	1,00
Zonas de afloramiento	0,4	500,0	0,22	0,02
Plataforma continental	26,6	360,0	9,60	0,01
Océano abierto	332,0	127,0	42,0	0,003
Total marino	**361,0**	**153,0**	**55,32**	**0,01**
Total mundial	**510,0**	**320,0**	**162,41**	**3,62**

Fuente: Adaptado de Wittaker, 1975.

sin. Los resultados indican claramente la relación entre la disponibilidad de nitrógeno y la producción primaria aérea (Figura 20.6). Se observó una respuesta similar en la producción primaria en función de la disponibilidad de nutrientes en «sabanas de robles» que forman la transición de los ecosistemas de bosque del Este de Norteamérica a las praderas del Oeste de las Grandes Planicies. Peter Reich y sus colegas de la Universidad de Minnesota analizaron el vínculo entre la disponibilidad de nitrógeno en el suelo y la producción primaria neta aérea en 20 «sabanas de robles» maduras de Minnesota. Los resultados muestran un patrón de creciente producción primaria ante la disponibilidad de nitrógeno en estos ecosistemas mixtos de árbol y hierba (Figura 20.7).

20.4 | La temperatura, la luz y los nutrientes controlan la producción primaria en los ecosistemas acuáticos

La luz es uno de los principales factores que limitan la producción en los ecosistemas acuáticos y la profundidad a la

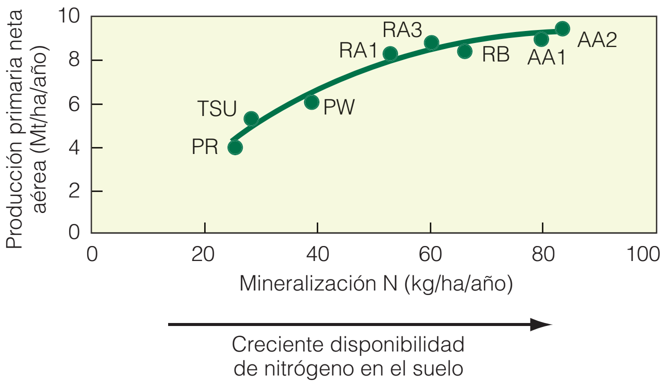


Figura 20.6 | Relación entre la producción primaria neta y la disponibilidad de nutrientes. La producción aérea aumenta ante la creciente disponibilidad de nitrógeno (tasa de mineralización N) en varios ecosistemas de bosque en la Isla Blackhawk, Wisconsin. Las abreviaciones hacen referencia a los árboles predominantes en cada bosque: TSU, tsuga; PR, pino rojo; RA, roble americano; RB, roble blanco; AA, arce azucarero; PW, pino de Lord Weymouth. (Adaptado de Pastor et al. 1984.)

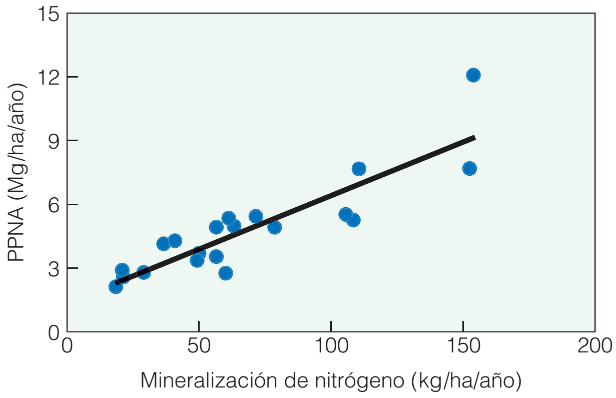


Figura 20.7 | Relación entre la producción primaria neta aérea (PPNA) y la disponibilidad de nitrógeno (tasa de mineralización de nitrógeno) en 20 «sabanas de robles» de Minnesota. (Adaptado de Reich et al. 2001.) Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para realizar un análisis de regresión.

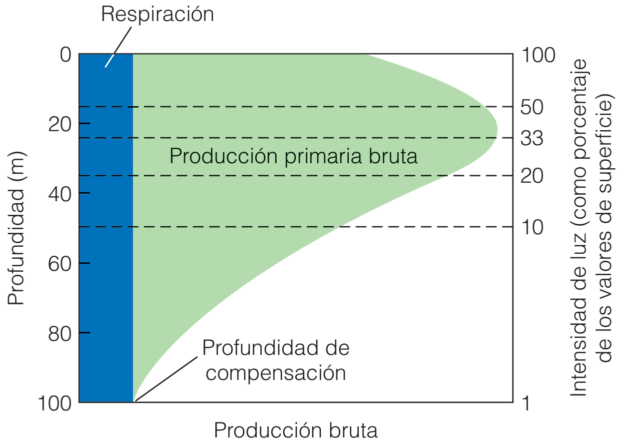


Figura 20.8 | Cambios en la disponibilidad de luz, la producción bruta, la respiración y la producción primaria neta (producción bruta-respiración) en función de la profundidad del agua. La tasa respiratoria se mantiene relativamente estable con la profundidad, mientras que la producción bruta (fotosíntesis) disminuye frente a ésta en función de la reducción en la disponibilidad de luz. La profundidad en la cual la producción bruta equivale a la respiración (fotosíntesis neta igual a cero) se denomina la profundidad de compensación.

que penetra la luz en un lago u océano resulta crucial para determinar la zona de producción primaria. Cabe recordar del Capítulo 4 (véase la Figura 4.6) que la radiación fotosintéticamente activa (PAR) disminuye de forma exponencial con la profundidad del agua (Figura 20.8). La tasa fotosintética y, en consecuencia, la producción bruta de fitoplancton alcanzan su pico en los niveles intermedios de la PAR (véase la Figura 6.2). Por otro lado, la tasa respiratoria no se modifica en gran medida con la profundidad. Esto quiere decir que, a medida que el fitoplancton desciende por la columna de agua, la tasa de fotosíntesis disminuye a medida que la intensidad de la luz se reduce hasta que, en algún punto, la tasa de fotosíntesis (producción bruta) equivale a la tasa respiratoria y la producción primaria neta es cero (Figura 20.8). Esta zona se denomina **profundidad de compensación** y se corresponde con la profundidad a la que la disponibilidad de luz equivale al punto de compensación de la luz analizado en el Capítulo 6 (véase la Figura 6.2).

En los océanos, los nutrientes de las aguas más profundas deben transportarse a las aguas superficiales, en las que se dispone de luz para llevarse a cabo la fotosíntesis. Como resultado, los nutrientes (en particular el nitrógeno, el fósforo y el hierro) constituyen una de las principales limitaciones sobre la producción primaria en los océanos (véanse los Capítulos 21 y 24). John Downing, ecólogo de la Universidad Estatal de Iowa, junto con sus colegas Craig Osenburg y Orlando Sarnelle, examinó los resultados de más de 300 experimentos de enriquecimiento nutritivo llevados a cabo en hábitats marinos de todo el mundo (Figura 20.9a). Los autores descubrieron que la adición de nitrógeno (N) estimulaba al máximo el crecimiento del fitoplancton, seguido de cerca por la adición de hierro (Fe). Por el contrario, la incorporación de fósforo (P) no estimuló el crecimiento del fitoplancton. Estos resultados confirman la opinión predominante entre los ecólogos marinos de que el N y el Fe son los dos nutrientes más restrictivos de los ambientes marinos. No obstante, estos resultados son valores medios y no explican las diferencias entre los hábitats. La magnitud de las respuestas frente al enriquecimiento nutritivo variaron de forma significativa entre los ambientes marinos, en particular en el caso del fósforo (Figura 20.9b). La respuesta de crecimiento frente a la adición de fósforo en las aguas más contaminadas de los ambientes cercanos a

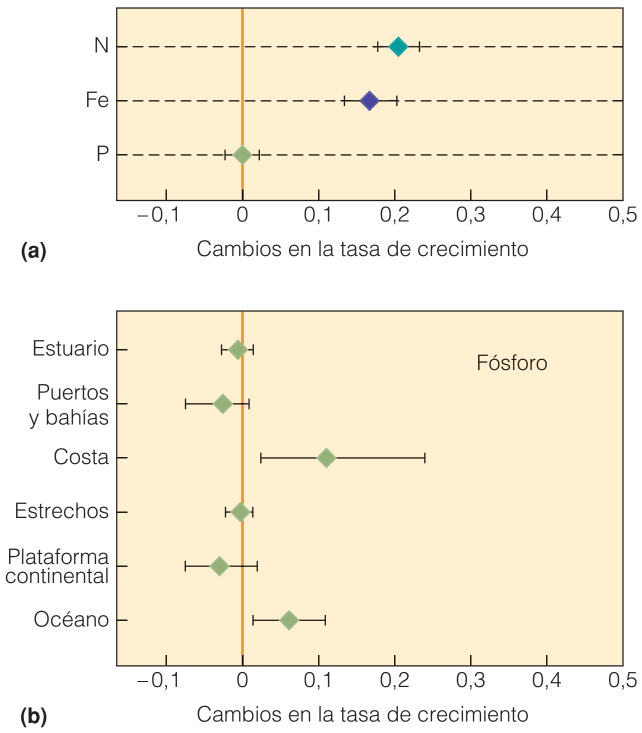


Figura 20.9 | **(a)** Efectos de la adición de nutrientes (nitrógeno, hierro y fósforo) sobre las tasas de crecimiento de fitoplancton en 303 experimentos. Los diamantes representan los valores medios de los experimentos y las barras, los intervalos de confianza del 95 por ciento. La línea roja indica un efecto cero. Los valores de respuesta medios se basan en 148, 114 y 35 experimentos de (N), (P) y (Fe), respectivamente. **(b)** El cambio en la tasa de crecimiento de fitoplancton debido a la adición de fósforo varió en los diferentes ambientes marinos. (Adaptado de Downing et al. 1999.) Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para hacer intervalos de confianza y pruebas de t.

la costa (bahías, estuarios y puertos) fue en gran parte negativa. Por el contrario, en los ambientes costeros y oceánicos menos contaminados la respuesta positiva fue casi la misma a la observada para el nitrógeno.

El papel de las limitaciones ambientales sobre la producción primaria de los océanos del mundo puede observarse en el mapa presentado en la Figura 20.10 (véase asimismo la Tabla 20.1). Las aguas de mayor producción de los océanos son las aguas poco profundas de los ambientes costeros por dos motivos: en primer lugar, éstas permiten un mayor transporte de nutrientes de los sedimentos del fondo a las aguas superficiales, ayudadas por la acción de las olas y las mareas cambiantes; en segundo lugar, las aguas costeras reciben una mayor entrada de nutrientes provenientes de los ecosistemas terrestres que se transportan mediante ríos y arroyos (véanse los Capítulos 21 y 24).

Las limitaciones sobre la producción primaria neta en los ecosistemas de agua dulce no siempre resultan fáciles de interpretar como las que se observan en los ecosistemas marinos. La radiación solar limita la producción primaria en los ecosistemas lagunares, aunque el estrecho vínculo entre la intensidad de la luz y la temperatura (Apartado 4.4) dificulta la evaluación de estos dos factores de forma independiente. Sin embargo, ha sido posible establecer el papel de la disponibilidad de nutrientes sobre la producción primaria en los ecosistemas lagunares. Los ecólogos P. J. Dillon y F. H. Rigler de la Universidad de Toronto analizaron la relación entre la clorofila de verano y la concentración total de fósforo en primavera en 19 lagos del sur de Ontario. La concentración de clorofila en el agua proporciona un cálculo sencillo y preciso de la biomasa en pie de fitoplancton y la producción. Los investigadores combinaron los resultados con los datos obtenidos en estudios sobre otros lagos norteamericanos. Los resultados del análisis, presentados en la Figura 20.11, muestran un claro patrón de producción primaria creciente con el aumento de la concentración de fósforo. Se han obtenido resultados similares en otros estudios en los cuales las concentraciones de nutrientes en las aguas lagunares se han manipulado de forma experimental por medio de la fertilización.

Si bien la manipulación experimental de las concentraciones de nutrientes en el agua para los ecosistemas de arroyo y río ha presentado un incremento en la producción primaria neta frente al aumento de la concentración de nutrientes, la producción primaria de estos ecosistemas es en general baja en comparación con las aguas estancadas (ecosistemas lénticos). La principal fuente de materia orgánica en la mayoría de los ecosistemas de aguas corrientes (ecosistemas lóticos) es la entrada de materia orgánica muerta desde los ecosistemas terrestres vecinos (véase el Apartado 21.9).

20.5 | La asignación de energía y la forma de vida vegetal influyen en la producción primaria

En el Capítulo 6 se examinaron las consecuencias de la manera en que las plantas distribuyen el carbono fijado en la fotosíntesis (distribución de carbono; véase el Apartado 6.7) sobre el proceso de crecimiento de la planta. Cabe recordar que este proceso opera como un sistema de retroalimentación positiva. Cuanto mayor sea la distribución de carbono (energía) a los tejidos fotosintéticos (hojas) en relación con los no fotosintéticos (tallos y raíces), mayor será la ganancia neta de carbono y el crecimiento de la planta.

Como se estudió en el Apartado 20.3, el patrón de menor producción primaria neta frente a la reducción en la precipitación se debe en parte al patrón cambiante de la distribución de carbono/energía en las plantas del ecosistema. Las condiciones de menor humedad dan lugar a una mayor distribución para las raíces a expensas de las hojas,

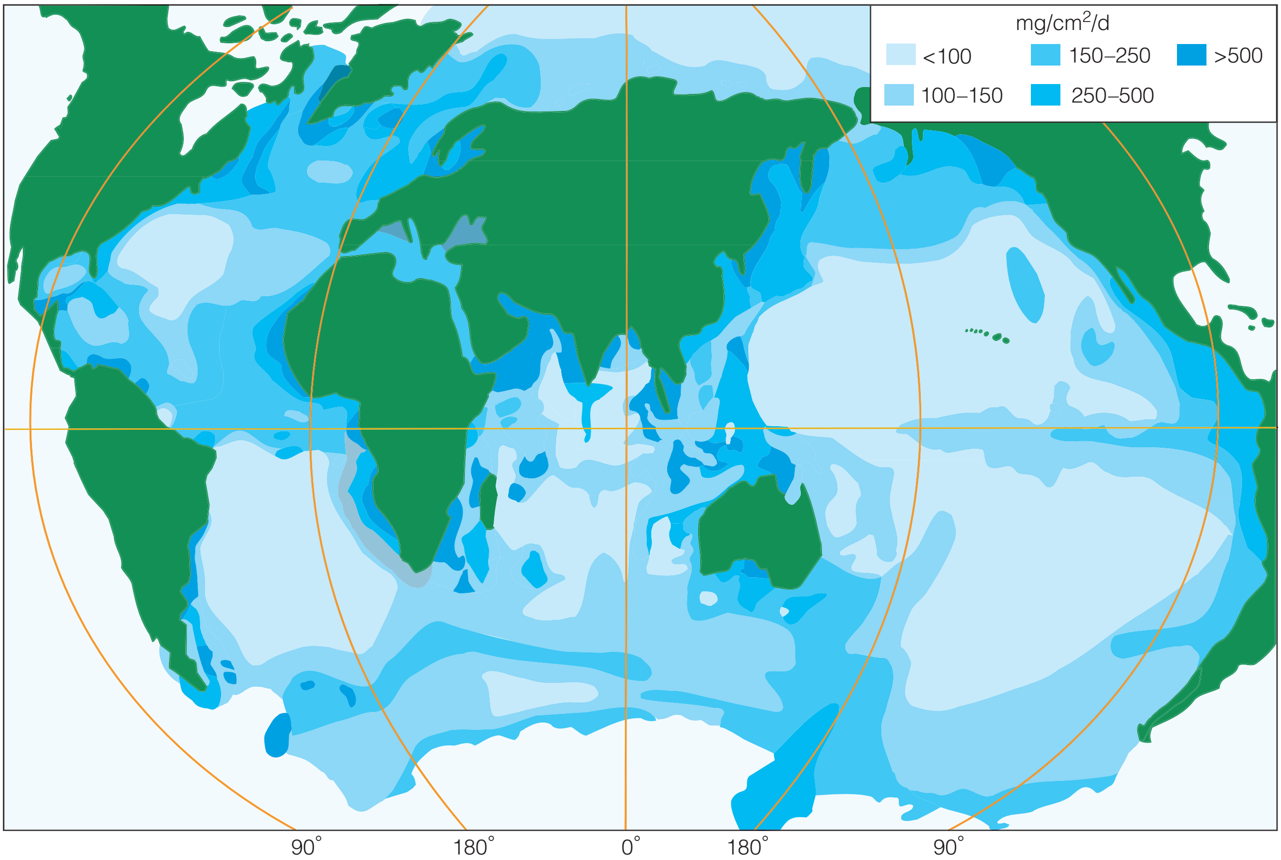


Figura 20.10 | Variación geográfica en la producción primaria de los océanos del mundo. Cabe destacar que la mayor producción se observa en las regiones costeras, mientras que las de menor producción se encuentran en el océano abierto (véase el Capítulo 27 para un análisis pormenorizado).

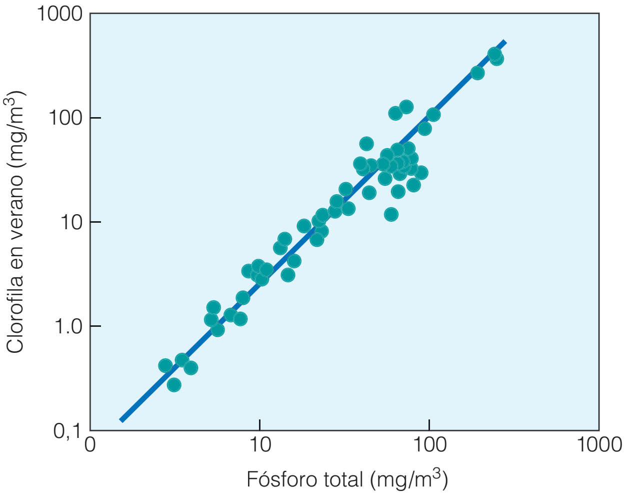


Figura 20.11 | Relación entre el contenido promedio de clorofila en verano (un cálculo de la producción primaria neta del fitoplancton) (eje *y*) y la concentración de fósforo total en primavera (eje *x*) para los ecosistemas de lago templados del Norte (cada punto representa un lago). (Adaptado de Dillon y Rigler 1974.)

reduciendo la superficie foliar y las tasas de ganancia neta de carbono. Si bien las especies vegetales de un ecosistema presentan diversas características y adaptaciones a las condiciones microclimáticas (como el caso de las especies tolerantes e intolerantes a la sombra; véase el Apartado 6.9), los patrones promedio de distribución del carbono para los distintos ecosistemas reflejan el patrón general de distribución del carbono mostrado por plantas individuales en respuesta a gradientes ambientales como la disponibilidad de humedad (véase el Apartado 6.10). Los cálculos de la proporción de biomasa subterránea respecto de la aérea (relación raíz-brotes; R:B) oscilan entre un mínimo de 0,20 en los ecosistemas de selva tropical lluviosa, un 1,2 en los matorrales áridos y un máximo de 4,5 en los ecosistemas desérticos. Estas diferencias reflejan una mayor distribución para las raíces con la disminución de la precipitación anual.

La disminución de la producción primaria neta de los ambientes mésicos a los xéricos, presentada en la Figura 20.2, se produce de forma paralela a la reducción de la biomasa en pie, la acumulación de la producción primaria neta en el tiempo (Figura 20.12). Los ecosistemas que

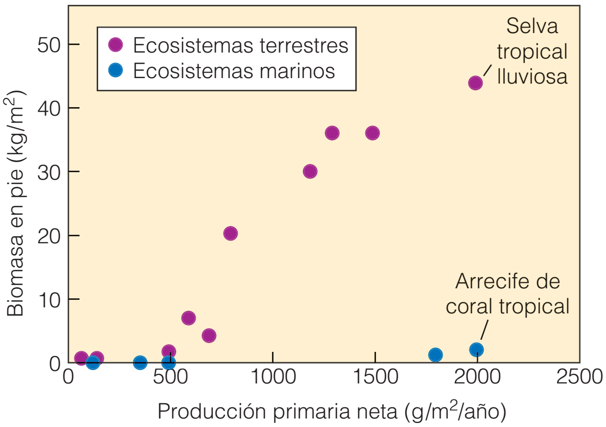


Figura 20.12 | Relación entre la biomasa en pie y la producción primaria neta de los ecosistemas de la Tabla 20.1. Cabe señalar la diferencia en la biomasa en pie por unidad de producción primaria neta entre los ecosistemas terrestres y acuáticos (véase el texto para un análisis de ello).

cuentan con una mayor producción primaria neta son aquellos que presentan una mayor biomasa en pie. La relación entre el incremento de la biomasa en pie y el aumento de la producción primaria neta se observa tanto en ambientes terrestres como marinos.

Cabe recordar del análisis del crecimiento de plantas individuales en el Capítulo 6 (véase Cuantificando la ecología 6.1: Tasa de crecimiento relativo) que las plantas de mayor tamaño suelen contar con una mayor ganancia neta de carbono o tasa de crecimiento absoluto (gramos por tiempo) que las más pequeñas. No obstante, esta situación se altera con frecuencia cuando se examina la tasa de crecimiento relativo, o ganancia de peso por unidad de masa de la planta (gramos por gramos de masa de la planta por unidad de tiempo). Lo mismo ocurre con el crecimiento colectivo de las plantas del ecosistema. La proporción de producción primaria neta en relación con la biomasa en pie de la Tabla 20.1, la producción primaria neta relativa (PPNR), representa un índice similar al de la tasa de crecimiento relativo de las plantas individuales: la tasa de acumulación de biomasa por unidad de masa vegetal presente. La comparación entre la PPNR y la biomasa en pie promedio de cada uno de los ecosistemas terrestres presenta un patrón inverso al estudiado en la Figura 20.12. Por ejemplo, si bien la producción primaria neta de un bosque templado duplica a la de una pradera templada, si se calcula la producción por unidad de biomasa en pie, el ecosistema de pradera se encuentra en un nivel de magnitud más elevado que el bosque, lo que refleja el patrón general de mayor tasa de crecimiento relativo en las hierbas en comparación con los árboles.

La relación inversa entre la biomasa en pie y la PPNR observada en los ecosistemas terrestres también se produce en los ecosistemas marinos. La interpretación, no obstante, difiere de forma significativa. En los ecosistemas terrestres representados en la Tabla 20.1, la longevidad de las especies vegetales dominantes es habitualmente mayor al período en que se mide la producción primaria neta (PPN anual). Sin embargo, éste no es el caso de la mayoría de los ecosistemas marinos. El fitoplancton (algas microscópicas) es el productor primario neto predominante en los ecosistemas de aguas abiertas. Estas especies tienen una vida corta (semanas) y elevadas tasas de reproducción. En consecuencia, existe una constante renovación de las poblaciones, con varias generaciones que surgen durante el período en el que se mide la PPN anual. Como resultado de la rápida renovación, la biomasa en pie de cualquier intervalo de tiempo es baja en comparación con la PPN acumulada en el transcurso del año, lo que explica el valor extremadamente elevado de la PPNR del océano abierto si se lo compara con los ecosistemas terrestres.

20.6 | La producción primaria varía con el tiempo

La producción primaria también varía en un ecosistema en función del tiempo y de la edad. Tanto la fotosíntesis como el crecimiento de las plantas se ven directamente afectadas por las variaciones estacionales en las condiciones ambientales. Las regiones con inviernos fríos o estaciones húmedas y secas separadas cuentan con un período de letargo vegetal durante el cual la producción primaria se detiene. En las regiones húmedas de los trópicos, donde las condiciones son favorables para el crecimiento de las plantas durante todo el año, existen pocas variaciones estacionales en la producción primaria.

Las variaciones anuales en la producción primaria de una zona pueden producirse como resultado de la variación climática. En un experimento a largo plazo conocido como experimento de Park Grass, llevado a cabo en la Estación Experimental de Rothamsted de Hertfordshire (Inglaterra), se han registrado los rendimientos de producción primaria de hierba desde 1856. Se han registrado los rendimientos de producción primaria con tratamientos constantes mediante métodos de medición estándares desde 1965 (Figura 20.13). Los rendimientos hacia fines del verano disminuyen en gran medida en los veranos cálidos y secos. Los tres años de rendimientos más bajos fueron 1976, 1990 y 1995, todos años con veranos cálidos y secos.

Disturbios tales como el herbivorismo o los incendios también ocasionan variaciones anuales en la producción primaria neta de un sitio (véase el Apartado 19.8). El pastoreo excesivo de praderas por el ganado y rebaños o la defoliación de bosques por insectos como la mariposa lagarta pueden reducir de forma significativa la producción primaria neta. El incendio de praderas ayuda a aumentar la producción en los años húmedos, aunque la disminuyen en los años secos.

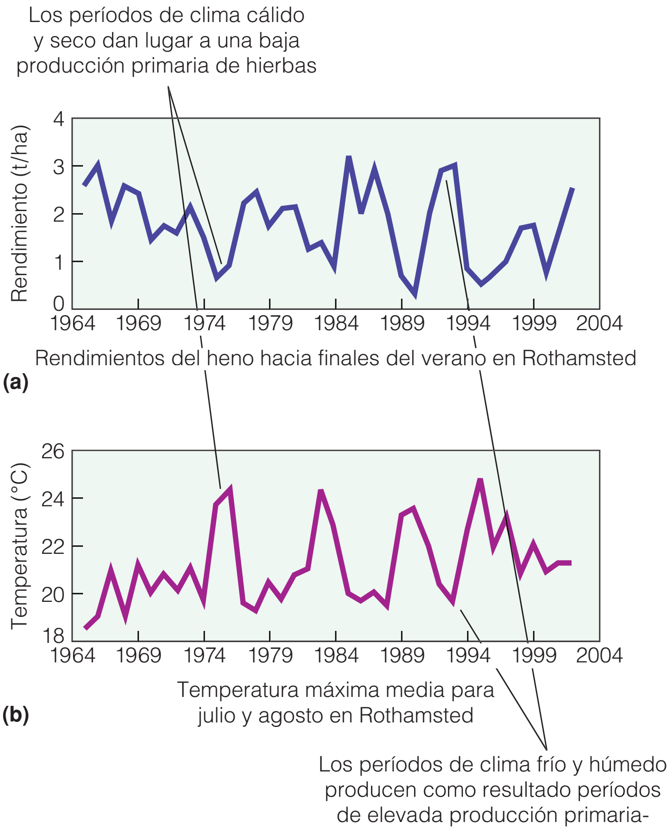


Figura 20.13 | Variaciones estacionales en **(a)** la producción primaria de hierba y **(b)** la temperatura máxima media para el período de julio y agosto en la Estación Experimental de Rothamsted de Hertfordshire (Inglaterra) entre 1965 y 2004. (Adaptado de Sparks y Potts 2004.)

Más aún, la producción primaria neta varía con la edad de los bosques, en particular en el caso de los ecosistemas que se encuentran dominados por vegetación leñosa. Los árboles y matorrales leñosos sobreviven por largos períodos, lo que afecta considerablemente a la manera en que distribuyen la energía. A edades tempranas, las hojas forman más de la mitad de la biomasa del árbol (peso seco), aunque, a medida que transcurren los años, los árboles acumulan un mayor crecimiento leñoso. El tronco y los tallos se vuelven más gruesos y pesados y la proporción de hojas en relación con el tejido leñoso cambia (Figura 20.14). Finalmente, las hojas constituyen sólo entre el 1 y el 5 por ciento de la masa total del árbol. El sistema de producción (la masa foliar) que suministra la energía es sumamente pequeña en comparación con la biomasa que debe mantener, por lo que, a medida que crece la planta leñosa, gran parte de la energía se destina al apoyo y mantenimiento (respiración), que aumenta con la edad de la planta. Este patrón de crecimiento y distribución de energía afecta al patrón de producción primaria neta de los bosques mediante el proceso de desarrollo boscoso.

Stith Gower, ecólogo forestal de la Universidad de Wisconsin, estudió los motivos potenciales para la disminución de la producción frente a la edad del bosque junto con sus colegas Ross McMurtrie y Danuse Murty de la Universidad Nacional de Australia. Los autores descubrieron que, a medida que un bosque aumenta en edad, el tejido leñoso ocupa una parte cada vez mayor de la biomasa viva, mientras que la superficie foliar permanece relativamente constante o disminuye (Figura 20.15a). A medida que envejece

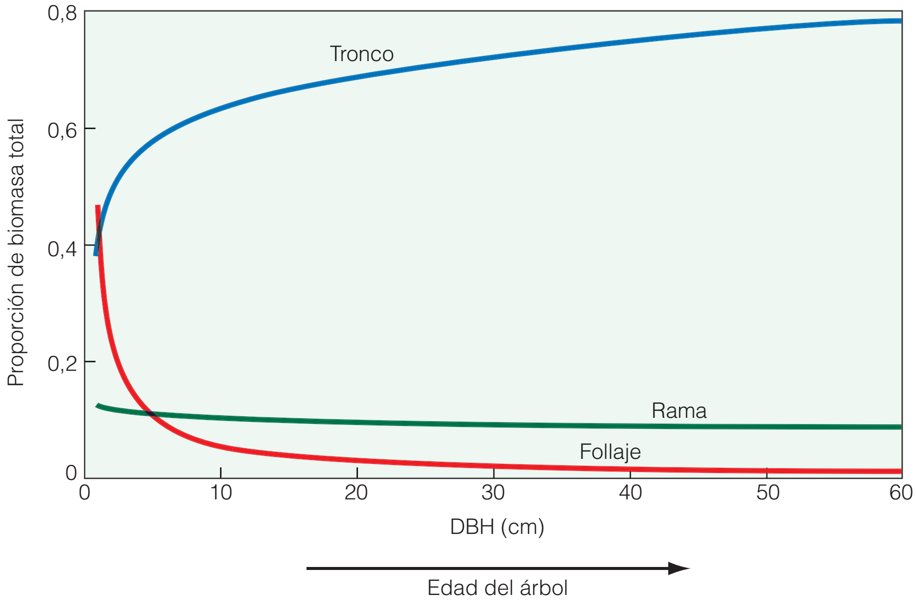


Figura 20.14 | Cambios en la proporción de biomasa del follaje (hojas), rama y tronco para los robles blancos (*Quercus alba*) en función del tamaño del árbol (diámetro del tronco a 1,5 m sobre el suelo, o DBH).

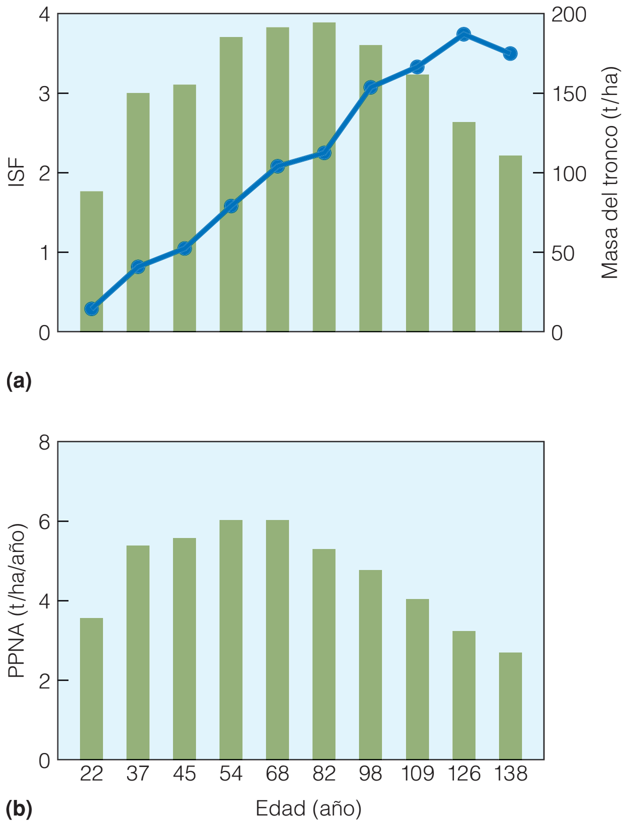


Figura 20.15 | **(a)** Masa aérea del tronco (círculos rellenos), índice de superficie foliar (ISF; barras verdes) y **(b)** producción primaria neta aérea (PPNA) para bosques de la conífera boreal *Picea abies* de diferentes edades. (Adaptado de Gower et al. 1996.)

un bosque, las tasas de fotosíntesis y respiración se reducen. Además, una importante parte de la producción bruta (fotosíntesis) se destina al mantenimiento (respiración de los tejidos leñosos) y queda menos para el crecimiento. Como resultado, se produce un patrón de producción primaria creciente en las primeras etapas de desarrollo del bosque, seguido de una disminución a medida que el bosque envejece y la biomasa en pie se incrementa (Figura 20.15b).

20.7 | La producción primaria limita la producción secundaria

La producción primaria neta es la energía disponible para el componente heterotrófico del ecosistema. Los herbívoros o los descomponedores al final, consumen la totalidad de la producción vegetal, aunque con frecuencia no se emplea por completo dentro un mismo ecosistema. Los humanos u otros agentes como el viento o las corrientes de agua pueden dispersar la producción primaria neta de determinado ecosistema a una cadena trófica que se encuentra fuera del mismo (véase Cuestiones de ecología: Apropiación humana de la producción primaria neta). Por ejemplo, alrededor del 45 por ciento de la producción neta de una marisma se pierde en aguas de estuario vecinas (véase el Capítulo 25).

Parte de la energía que está en forma de materia vegetal, una vez consumida, se expulsa del cuerpo en forma de desechos (tales como las heces y la orina). De la energía asimilada, una parte se emplea en el metabolismo (véase el Apartado 7.7). El resto se encuentra a disposición del mantenimiento, es decir, la captura o cosecha de alimento, la realización de trabajos musculares y el mantenimiento del desgaste corporal del animal. La energía empleada para el mantenimiento finalmente se libera al entorno en forma de calor. La energía que queda del mantenimiento y respiración se destina a la producción, incluyendo el desarrollo de tejidos nuevos y la producción de descendencia. Esta energía neta de producción se denomina **producción secundaria**. Al igual que la producción primaria, la producción secundaria por unidad de tiempo (gramos por unidad de superficie por unidad de tiempo) se conoce como la **productividad secundaria**. Ésta alcanza su pico cuando la tasa de natalidad de la población y la tasa de crecimiento de los individuos se encuentran en su máximo valor.

La producción secundaria depende de la producción primaria para obtener energía y, por lo tanto, la producción primaria funciona como un limitador sobre la producción secundaria en el ecosistema. El ecólogo Sam McNaughton, de la Universidad de Syracuse, recopiló los datos de 69 estudios que informaron sobre la producción primaria y secundaria neta para varios ecosistemas terrestres, desde la tundra ártica a los bosques tropicales. Aparecen diversos patrones generales. Como se esperaba, tanto la biomasa de herbívoros (Figura 20.16a) como el consumo de producción primaria por parte de los mismos (Figura 20.16b) aumentan con la producción primaria. Del mismo modo, la producción secundaria de herbívoros se incrementó con la producción primaria (Figura 20.16c). El estudio detallado de la relación entre el consumo y la producción primaria neta (Figura 20.16b) reveló que los bosques presentan un menor consumo por unidad de producción primaria que las praderas. Sin embargo, si se limitan los cálculos de la producción primaria neta al follaje (hojas) únicamente, las diferencias se reducen.

Se ha observado una relación similar a la detectada por McNaughton para los ecosistemas terrestres entre la producción de fitoplancton (primaria) y de zooplancton (secundaria) en ecosistemas lagunares. M. Brylinsky y K. H. Mann, de la Universidad de Dalhousie (Canadá), estudiaron la relación entre la producción de fitoplancton y zooplancton en 43 lagos y 12 bolsas de agua distribuidos desde los trópicos al ártico. Los investigadores descubrieron una relación positiva importante entre la producción de fitoplancton y la de zooplancton herbívoro y carnívoro (Figura 20.17).

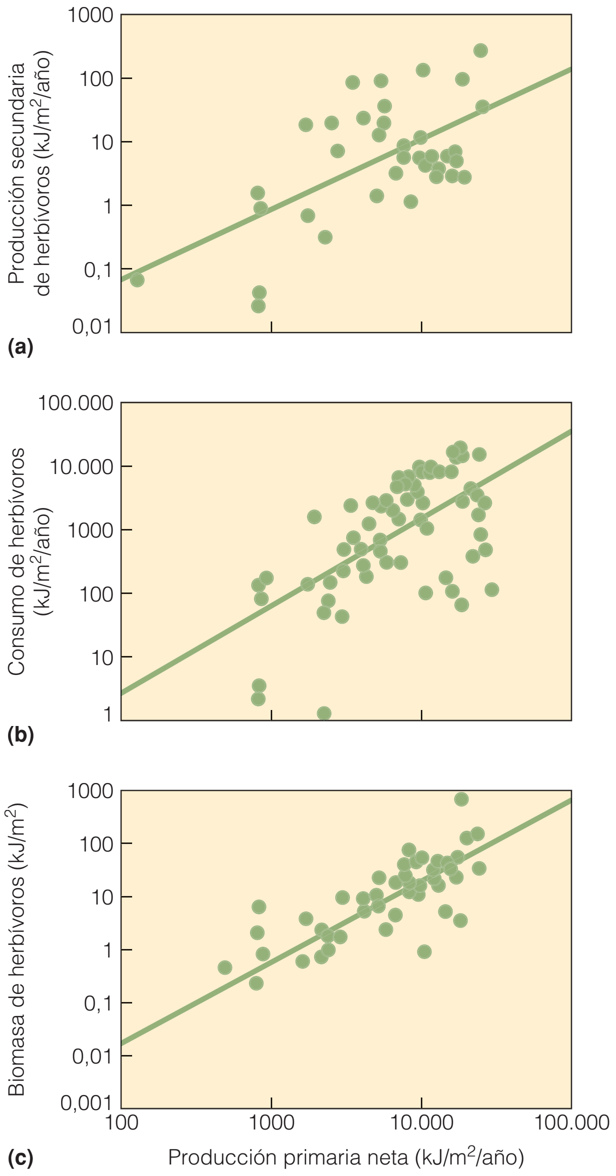


Figura 20.16 | Relación entre la producción primaria neta aérea y **(a)** la producción secundaria neta de herbívoros, **(b)** el consumo y **(c)** la biomasa de herbívoros. Las unidades son kJ/m²/año, con la excepción de la biomasa, que es kJ/m². Cada punto representa un ecosistema terrestre diferente. (Adaptado de McNaughton et al. 1989.) (Nature Publishing Group.)

Las relaciones presentadas en las Figuras 20.16 y 20.17 sugieren que existe un control por los recursos (*bottom-up*) en el flujo energético a través del ecosistema, donde las poblaciones y la producción de los productores primarios (plantas) controlan las de los productores secundarios (herbívoros). No obstante, en el análisis de las redes tróficas de la Sexta parte, se observó un panorama de interacciones entre especies más complejo entre las poblaciones de plantas, herbívoros y carnívoros. Por ejemplo, cabe recordar la propuesta de que «el mundo es verde» presentada por Hairston y sus colegas en el Capítulo 17 (Apartado 17.4), que sugiere un control por los depredadores (*top-down*) sobre la producción primaria y la biomasa en pie. Hairston y sus colegas afirmaron que el mundo es verde (la biomasa vegetal se acumula) debido a que los depredadores mantienen bajo control a las poblaciones de herbívoros. Cada vez más datos indican que los controles por depredadores resultan fundamentales en muchos ecosistemas y que los patrones de producción primaria neta se ven afectadas no sólo por las condiciones abióticas, sino también por los controles sobre las poblaciones de herbívoros (y las tasas de consumo de la producción primaria) por los depredadores (véase el Apartado 17.4 y el Perfil de investigadores: Brian Silliman).

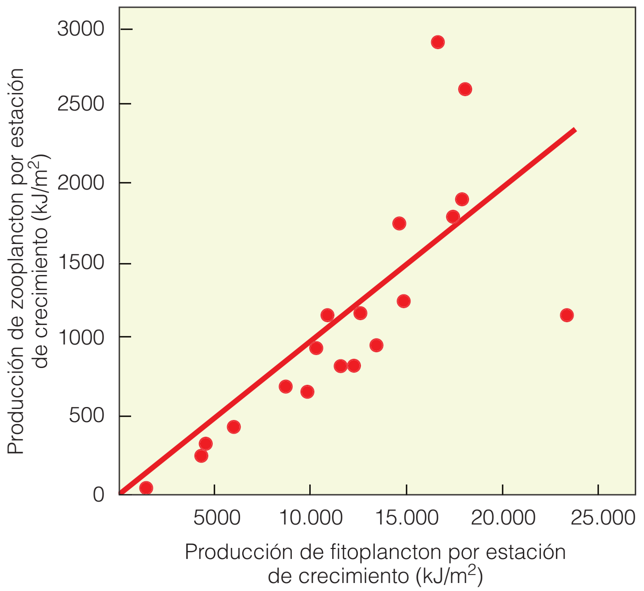


Figura 20.17 | Relación entre la producción de fitoplancton (primaria) y de zooplancton (secundaria) en ecosistemas lagunares. (Adaptado de Brylinsky y Mann 1973.)

20.8 | Los consumidores difieren en la eficiencia de producción

Si bien existe una relación general entre la disponibilidad de energía alimentaria (producción primaria) y la producción de organismos consumidores (producción secundaria) en diversos ecosistemas terrestres y acuáticos, en un ecosistema determinado se observan considerables variaciones entre los organismos consumidores en cuanto a la eficiencia para transformar la energía consumida en producción secundaria. Estas diferencias pueden ilustrarse por medio del siguiente modelo sencillo de flujo de energía por un organismo consumidor.

Del alimento que ingiere un consumidor (I), una porción se asimila por la pared intestinal (A), mientras que el

Cuestiones de ecología | *Apropiación humana de la producción primaria neta*

Si bien es tan sólo 1 de las más de 1,5 millones de especies conocidas que habitan en el planeta, la especie humana usa una parte marcadamente desproporcionada de los recursos de la Tierra. Este patrón de utilización de recursos se pone en evidencia con mayor claridad en la apropiación humana de la producción primaria neta (PPN). En un estudio publicado por primera vez en 1986, el ecólogo Meter Vitousek y sus colegas de la Universidad de Stanford calcularon la porción de producción primaria neta que los humanos se han apropiado a través de tres enfoques diferentes. Se empleó una estimación a la baja al calcular la cantidad de PPN que las personas usan de forma directa, como alimento, combustible, fibra o leña. Asimismo, se calculó un valor intermedio que incluía toda la producción de los suelos dedicados exclusivamente a las actividades humanas (como la PPN de los campos de cultivo, en contraposición a la porción de cultivos ingeridos realmente). Este cálculo también comprendía la energía que consume la actividad humana, como los incendios provocados para despejar los terrenos. El tercer enfoque calculó un valor elevado, que incluía además la capacidad productiva que se pierde como resultado de la conversión de campos abiertos en ciudades y bosques en praderas o debido a la desertificación o uso excesivo (pastoreo y erosión excesivos). Los resultados de los tres enfoques (bajo, intermedio y elevado) presentaron un amplio intervalo de valores: 3, 19 y 40 por ciento respectivamente. Estos cálculos forman un notable nivel de uso para una especie que representa aproximadamente 0,5 por ciento de la biomasa heterotrófica total de la Tierra.

A partir de los análisis iniciales llevados a cabo por Vitousek y sus colegas a mediados de la década de los 80, los avances en la tecnología por satélite han mejorando en gran medida la capacidad de los científicos de observar los patrones de uso de la tierra y la producción primaria a escala continental y global. Marc Imhoff y Lahouari Bounoua, investigadores del Centro Goddard de Vuelos Espaciales de la NASA (GSFC; Greenbelt, MD), y sus colegas han comenzado un estudio de los patrones de uso humano de la PPN a escala global mediante datos obtenidos mediante satélites. Con el objetivo de realizar un mapa la PPN terrestre a escala global, los investigadores emplearon la técnica presentada en Cuantificando la ecología / Cálculo de la producción primaria neta mediante datos obtenidos por satélite, utilizando una base de datos mundial del NDVI (índice normalizado de vegetación) y el clima para el período entre los años 1982 y 1998.

Los investigadores definieron la apropiación humana de la PPN terrestre (AHPPN) como la cantidad de PPN terrestre necesaria para obtener los alimentos y productos fibrosos que consumen los humanos, incluyendo la materia orgánica que se pierde en la cosecha y el procesamiento de plantas enteras a productos finales. Por medio de los datos recogidos por la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO) sobre los productos consumidos en 1995 en 230 países clasificados en 7 categorías (productos vegetales, carne, leche, huevos, madera, papel y fibra), se calculó un valor de AHPPN per cápita para cada uno de los países. El resultado de la AHPPN per cápita se aplicó luego a una base de datos cuadriculada de la población humana con una resolución espacial de 0,25° (latitud y longitud). Se eligió esta escala espacial para equipararla con la resolución espacial de la PPN proveniente del índice de vegetación por satélite (NDVI). El mapa resultante describe el patrón espacial de la AHPPN, que indica los lugares en donde se consumen los productos de la fotosíntesis terrestre (Figura 1a). Al combinar los mapas de PPN y AHPPN globales, los investigadores pudieron representar en un mapa la AHPPN como porcentaje de la PPN, lo que permite obtener un equilibrio explícitamente espacial de la «oferta» y la «demanda» de PPN (Figura 1b). El mapa resultante revela grandes variaciones regionales en la apropiación de PPN.

Al realizar la suma para el planeta, los investigadores calcularon que la AHPPN anual es de 24,2 Pg de materia orgánica (1 Pg = 1.015 g) o aproximadamente 20 por ciento de la PPN terrestre anual (con valores máximos y mínimos que varían entre 14 y 26 por ciento). Algunas regiones, sin embargo, como Europa Occidental y Asia Central y del Sur, consumen más del 70 por ciento de su PPN. Por el contrario, la AHPPN de otras regiones (habitualmente en los trópicos lluviosos) no supera el 15 por ciento. El valor más bajo (aproximadamente 6 por ciento) se observa en Sudamérica.

resto se expulsa del cuerpo en forma de desechos (*W*). De la energía que se asimila, parte se emplea en la respiración (*R*) y el resto se destina a la producción (*P*), que incluye la producción de tejidos nuevos y la reproducción. La proporción de asimilación respecto de la ingestión (*A*/*I*), es decir, la **eficiencia de asimilación**, constituye una

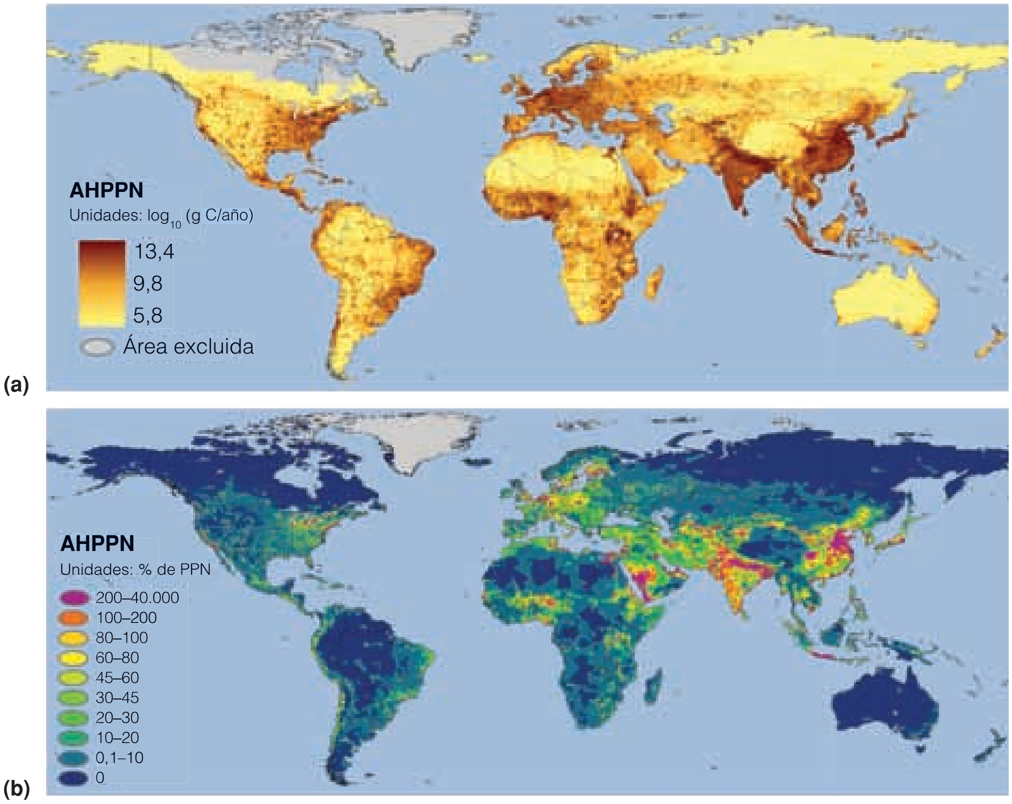


Figura 1 | Distribución espacial de los recursos de PPN anual necesarios para la población humana, medida de acuerdo a **(a)** la AHPPN y **(b)** la AHPPN como porcentaje de la PPN local. (Nature Publishing Group.)

Tanto la población como el consumo per cápita interactúan para determinar el impacto ecológico de los humanos a escala regional. El papel de la población resulta claro en la Figura 1b a pesar de las amplias diferencias en el consumo de las distintas naciones. Por ejemplo, Asia del Este, Central y del Sur, con casi la mitad de la población mundial, se apropia del 72 por ciento de su PPN regional, a pesar de contar con el consumo per cápita más bajo de todas las regiones. La riqueza también desempeña un importante papel. La AHPPN promedio anual per cápita para las naciones industrializadas duplica la de los países en desarrollo, que albergan el 83 por ciento de la población mundial. Si la AHPPN per cápita de los países en desarrollo se incrementara hasta equipararse con la de las naciones industrializadas, la AHPPN global aumentaría 75 por ciento a un valor de 35 por ciento de la PPN global actual. ●

1. Utilice la Figura 20.5 con la Figura 1 para responder la siguiente pregunta: ¿por qué la AHPPN expresada en porcentaje (Figura 1b) es baja para las regiones tropicales lluviosas del mundo (regiones de selvas tropicales lluviosas)?
2. A partir de mediados del siglo XX la eficiencia de la producción agrícola (la cantidad de cultivos producidos por hectárea de campo cultivado) ha aumentado de forma notable. ¿De qué manera habría cambiado esto los valores de la AHPPN indicada en las Figuras 1a y 1b?

medida de la eficiencia con la que el consumidor aprovecha la energía del alimento. La proporción de producción respecto de la asimilación (P/A), o la **eficiencia de producción**, es una medida de la eficiencia con la que el consumidor incorpora la energía asimilada en la producción secundaria.

Perfil de investigadores | Brian Silliman

Departamento de Zoología
Universidad de Florida, Gainesville, Florida

Las marismas que bordean la costa Este de Norteamérica constituyen uno de los ecosistemas más productivos del mundo. Durante los últimos cincuenta años, la teoría predominante en los estudios y libros de texto ecológicos ha sido que la producción de estos ecosistemas costeros se encuentra bajo el control de las condiciones físicas (profundidad del agua, frecuencia de inundación, salinidad, etc.) y la disponibilidad de nutrientes, conocido como control «por los recursos» (*bottom-up*) (véanse los Apartados 17.4 y 20.4). Sin embargo, como resultado de una investigación llevada a cabo por el ecólogo Brian Silliman de la Universidad de Florida, este punto de vista está siendo cuestionado. El enfoque de la investigación de Silliman se basa en el papel de los organismos consumidores que se encuentran en las marismas del Sudeste de los Estados Unidos. Los resultados de su trabajo arrojan un paisaje rico y complejo de marismas que implican una interacción entre las plantas de marisma, los caracoles de «cultivo de hongos» y un conjunto de depredadores, incluyendo el cangrejo azul.

En las zonas de marea de las marismas del Este de Norteamérica predomina la cordelera de las marismas, *Spartina alterniflora*. El animal herbívoro más abundante y difundido de estas comunidades es el caracol de los pantanos (*Littoraria irrorata*) (Figura 1). Éste es un caracol pequeño, de 2,5 cm de longitud, con densidades poblacionales que superan los 500 individuos por metro cuadrado en la zona de marea dominada por la *Spartina*.

Cuando era un alumno graduado que estudiaba las marismas a lo largo de la costa Este de Virginia, Silliman estudió el papel de los herbívoros en los patrones de producción primaria neta y de biomasa en pie. Con anterioridad a la investigación de Silliman, se creía que los animales herbívoros no presentaban ninguna influencia importante en el crecimiento de las plantas *Spartina* y la producción global de la marisma. Se suponía que los caracoles formaban parte de la cadena trófica como descomponedores, alimentándose de los tejidos vegetales muertos y moribundos. Silliman diseñó un experimento para evaluar la influencia de los caracoles herbívoros sobre el crecimiento de la *Spartina* (plantas individuales) y la producción (crecimiento colectivo de las plantas). Empleó jaulas de 1 m^2 de tamaño hechas de malla de alambre para establecer diferentes tratamientos experimentales (véase la Figura 2). En algunas jaulas no se introdujeron caracoles, mientras que en otras se agregaron caracoles para establecer poblaciones de distintas densidades. Los resultados de Silliman fueron notables. Las densidades de caracoles de moderadas a elevadas ocasionaron efectos de pastoreo descontrolado, lo que finalmente transformó a uno de los ecosistemas más productivos del mundo en una marisma estéril (Figura 2). Los efectos de estos caracoles sobre el crecimiento de las plantas y la producción no se ejerce mediante el consumo directo de los tejidos vegetales verdes, sino cuando preparan el tejido foliar para una colonización de su alimento favorito: el hongo. A medida que el caracol se arrastra por la superficie de las hojas, las raspa con una hilera de dientes con forma de sierra denominada *rádula*, creando lesiones a lo largo de la superficie foliar que provocan la muerte de los tejidos circundantes. Mientras viaja, el caracol asimismo deposita heces que contienen las esporas fúngicas y nutrientes, lo que estimula de forma eficaz el establecimiento y crecimiento del hongo.

En una serie de experimentos, que conllevaban un seguimiento, con el colega Steven Newell del Instituto Marino de la Universidad de Georgia, Silliman comprobó

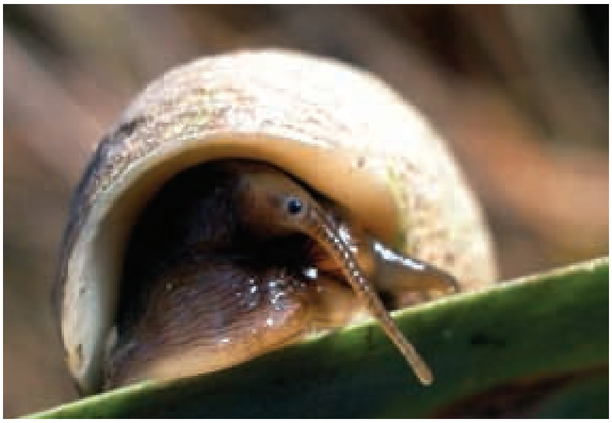


Figura 1 | El caracol de pantano sobre una hoja de *Spartina*.

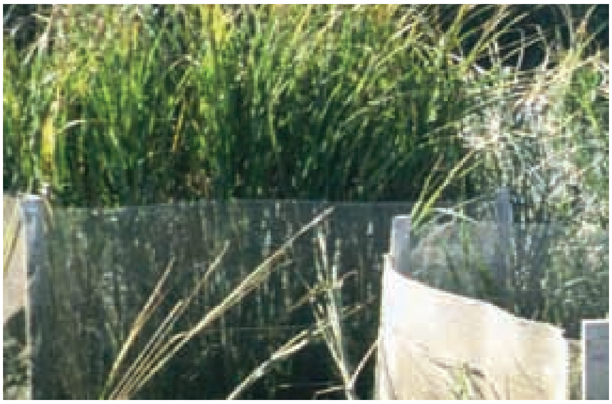


Figura 2 | Los efectos de los caracoles pastando en el cultivo y estructura de la bóveda de la *Spartina* tras 8 meses. Las fotografías muestran una exclusión experimental en una zona de elevada densidad de caracol.

una relación mutualista entre los caracoles y los hongos a expensas de las plantas *Spartina*, el recurso del cual dependen ambos. Los caracoles utilizan una estrategia de reducida producción de alimento mediante la cual preparan un ambiente favorable para el desarrollo de los hongos, suministran sustratos para fomentar su crecimiento, agregan nutrientes suplementarios y propágulos, y consumen el hongo. Si bien este tipo de facilitación, conocido como «cultivo de hongos», se ha observado en diversas especies de escarabajos, termitas y hormigas, el trabajo de Silliman y su colega es el primer caso destacado de este tipo de comportamiento de cultivo además del de los insectos.

Dado el potencial de los caracoles para reducir de manera tan evidente el crecimiento de las plantas y la producción primaria de la marisma incluso con densidades poblacionales moderadas, ¿cómo pueden mantenerse tan productivas las marismas? Con el fin de responder este interrogante, Silliman centró su atención en la estructura de la cadena trófica de la marisma. El caracol cuenta con varios depredadores, incluyendo el galápago, el cangrejo de lodo y el cangrejo azul. Silliman postuló la hipótesis de que la depredación mantiene a las poblaciones de caracol por debajo de las densidades en las cuales ejercen un efecto devastador sobre las plantas *Spartina*. Este tipo de control sobre la producción vegetal por depredadores que limitan las poblaciones de herbívoros se denomina control «por los depredadores» (*top-down*).

Con el objetivo de determinar el papel de los depredadores en la distribución de los caracoles en la marisma, Silliman volvió a utilizar jaulas de malla de alambre, sólo que esta vez no para excluir a los caracoles sino para excluir a los depredadores. Se controlaron también otros lotes (zonas de la marisma) sin jaulas con el fin de compararlos (lotes de control). El experimentó duró un año, tras el cual se calcularon las poblaciones de caracol en los lotes de exclusión y de control. Los resultados de este experimento confirmaron la hipótesis de que los depredadores controlan la distribución y abundancia de las poblaciones de caracol (tanto la densidad de adultos como el reclutamiento de jóvenes para integrar la población). Una vez más, los resultados fueron llamativos. La densidad de caracoles jóvenes fue 100 veces superior en los lotes en los que no se introdujeron depredadores en comparación con los lotes de control. Los depredadores como el cangrejo azul realmente controlan las poblaciones de caracol en las marismas.

Como resultado de la investigación de Silliman, surge un paisaje nuevo y más complejo de las marismas de la costa Este de los Estados Unidos: en lugar del punto de vista clásico de un control por los recursos sobre la producción primaria neta, donde el crecimiento de las plantas y la producción se controlan principalmente por medio de las condiciones físicas y la disponibilidad de nutrientes, ha aparecido un nuevo modelo de control por los depredadores en el crecimiento de las plantas y la producción, según el cual los consumidores controlan de forma estricta la estructura vegetal y la producción del ecosistema. Este fenómeno se conoce como *cascada trófica*, debido a que los efectos de los depredadores descienden por la red trófica para afectar a la producción primaria (Figura 3). ●

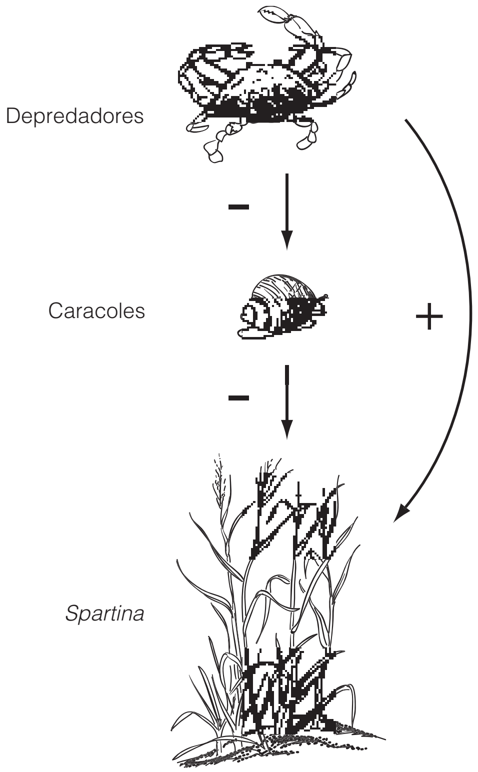


Figura 3 | El mecanismo propuesto para la *cascada trófica* de las marismas. El pastoreo de los caracoles influye de forma negativa en las poblaciones de *Spartina*. Del mismo modo, los depredadores tienen un impacto negativo sobre las poblaciones de caracol. El efecto neto es que los depredadores ejercen un efecto positivo indirecto sobre las poblaciones de *Spartina* por medio de la reducción de la tasa de pastoreo por caracoles.

Bibliografía

Silliman, B. R., y J. C. Zieman. 2001. Top-down control on *Spartina alterniflora* production by periwinkle grazing in a Virginia salt marsh. *Ecology* 82:2830-45.

Silliman, B. R., y M. D. Bertness. 2002. A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99:10500-5.

Silliman, B. R., y S. Y. Newell. 2003. Fungal farming in a snail. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100:15643-8.

1. ¿De qué manera se relaciona el modelo de cascada trófica presentado en la Figura 3 con el concepto de mutualismo indirecto desarrollado en el Capítulo 17 (Apartado 17.3)?
2. Si se introdujera un depredador superior en este ecosistema que se alimentara del cangrejo azul. ¿Cómo cambiaría esto en la naturaleza de la cascada trófica mostrada en la Figura 3?

La capacidad de un consumidor de convertir la energía que ingiere varía entre las especies y el tipo de consumidor.

Las eficiencias de asimilación difieren ampliamente entre los ectotermos y los endotermos. Éstos últimos son mucho más eficientes que los primeros, aunque los animales carnívoros, incluso los ectotermos, presentan una eficiencia de asimilación más elevada (aproximadamente 80 por ciento) que los herbívoros (entre 20 y 50 por ciento). Las arañas depredadoras que se alimentan de invertebrados cuentan con eficiencias de asimilación de más del 90 por ciento.

La eficiencia de producción varía principalmente de acuerdo con la clase taxonómica (Tabla 20.2). Los invertebrados en general presentan eficiencias elevadas (entre 30 y 40 por ciento), lo que les permite perder relativamente poca energía por el calor respiratorio y convertir más energía asimilada en producción. Entre los vertebrados, los ectotermos cuentan con valores de eficiencia de producción intermedios (aproximadamente 10 por ciento), mientras que los endotermos, con el elevado gasto energético relacionado con el mantenimiento de una temperatura corporal constante, logran convertir sólo entre 1 y 2 por ciento de la energía asimilada en producción.

Tabla 20.2 | Eficiencia de producción (P/A × 100) de varios grupos animales

Grupo	P/A (%)
Ratones	4,10
Topillos	2,63
Otros mamíferos	2,92
Aves	1,26
Peces	9,74
Insectos sociales	8,31
Ortóperos	41,67
Hemípteros	41,90
Resto de insectos	41,23
Moluscos	21,59
Crustáceos	24,96
Resto de invertebrados no insectos	27,68
Invertebrados no insectos	
Herbívoros	18,81
Carnívosos	25,05

Fuente: Datos de Humphreys 1979.

En el caso de los endotermos, el tamaño corporal también afecta la eficiencia de producción. Cabe recordar del Capítulo 7 (Apartado 7.10) que la tasa metabólica específica de masa (kcal/g de peso corporal/hr) aumenta de forma exponencial frente a la disminución de la masa corporal. Un incremento en dicha tasa metabólica tendrá el efecto de reducir la eficiencia de producción.

20.9 | Los ecosistemas cuentan con dos cadenas tróficas principales

La energía fijada por las plantas constituye la base de la que dependen todas las formas de vida en la Tierra. Ésta, almacenada por las plantas, se transmite por el ecosistema mediante una serie de pasos de ingerir y ser ingeridos conocida como cadena trófica (véase el Apartado 16.4). Las relaciones alimentarias en una cadena trófica se definen en términos de niveles tróficos o consumidores. Dejando de lado la especie y considerándolo desde el punto de vista funcional, todos los organismos que obtienen energía a través de una misma cantidad de pasos de los autótrofos o productores primarios pertenecen al mismo nivel trófico en el ecosistema. En primer lugar se encuentra el nivel trófico de los productores primarios, en segundo lugar el de los herbívoros (consumidores de primer nivel) y los niveles más altos pertenecen a los carnívoros (consumidores de segundo nivel). Algunos consumidores ocupan un único nivel trófico, aunque la mayoría, como los omnívoros, ocupan más de uno (véase el Apartado 7.1).

Las cadenas tróficas son descriptivas. Representan una expresión de las redes tróficas más abstracta presentadas en los Capítulos 16 y 17. Los principales grupos de alimentación se definen según una fuente de energía común en autótrofos, herbívoros y carnívoros. Cada grupo es posteriormente vinculado con los otros de manera que se represente el flujo de energía. Se presentó una cadena trófica simple en la Figura 17.6. Los cuadros representan los tres grupos de alimentación: autótrofos, herbívoros y carnívoros. Las flechas que unen los cuadros indican la dirección en la que fluye la energía.

En cualquier ecosistema existen dos cadenas tróficas principales: la de los herbívoros y la de los detritívoros (Figura 20.18). La distinción entre ambas surge según la fuente de energía para los consumidores de primer nivel, es decir, los herbívoros. En el primer caso, la fuente de energía es la biomasa de plantas vivas o la producción primaria neta, mientras que en el segundo la constituye la materia orgánica muerta o detrito. A su vez, los herbívoros de cada una de las cadenas tróficas forman la fuente de energía para los carnívoros. El ganado que pastorea en los campos de hierba, los ciervos que pastan en el bosque, los conejos que se alimentan en campos abandonados y los insectos que ingieren cultivos de jardín son ejemplos de consumidores de primer nivel de la cadena trófica de los herbívoros. En cambio, varios invertebrados como caracoles, escarabajos, ciempiés, lombrices, hongos y bacterias forman los consumidores de primer nivel de la cadena trófica de los detritívoros (véase el Capítulo 21).

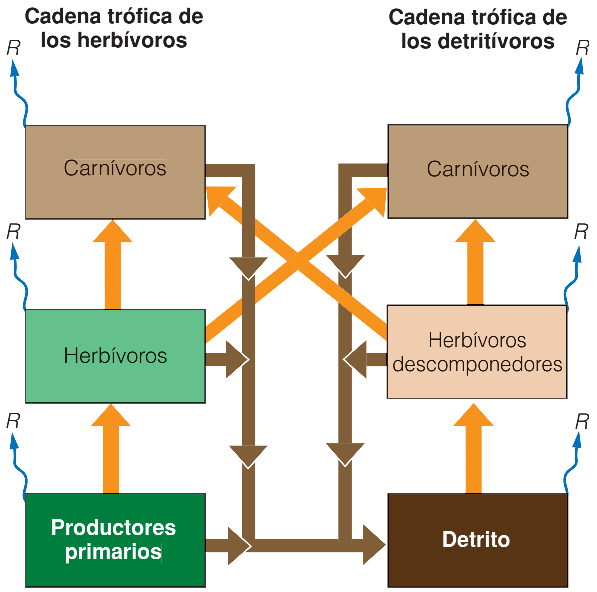

Cadena trófica de los herbívoros
Cadena trófica de los detritívoros
R
Carnívoros
Herbívoros
Productores primarios
Carnívoros
Herbívoros descomponedores
Detrito

Figura 20.18 | Dos partes de todo ecosistema: la cadena trófica de los herbívoros y la de los detritívoros. Las flechas naranjas que vinculan los niveles tróficos representan el flujo de energía relacionada con la ingestión. Las flechas azules que salen de cada nivel trófico señalan la pérdida de energía por la respiración. Las marrones indican una combinación de materia orgánica muerta (biomasa sin consumir) y desechos (heces y orina).

La Figura 20.18 combina ambas cadenas tróficas para producir un modelo generalizado de estructura trófica y flujo de energía en un ecosistema. Las dos cadenas tróficas se encuentran vinculadas: la fuente de energía inicial de la cadena trófica de los detritívoros constituye el suministro de materia orgánica muerta y desechos de la cadena trófica de los herbívoros. Este vínculo aparece como una serie de flechas que salen de cada uno de los niveles tróficos de la cadena trófica de los herbívoros hacia la caja señalada como detrito o materia orgánica muerta. Existe una diferencia notable en el flujo de energía entre los niveles tróficos de las cadenas de herbívoros y detritívoros. En el primer caso, el flujo es unidireccional, donde la producción primaria neta forma la fuente de energía para los herbívoros y éstos son la fuente energética para los carnívoros. En la cadena trófica de los descomponedores, por otro lado, el flujo de energía no es unidireccional. Los desechos y materia orgánica muerta (organismos) en cada uno de los niveles tróficos de consumidores se «reciclan», por lo que regresan como suministro a la caja de materia orgánica muerta en la base de la cadena trófica de los detritívoros. Además, la distinción entre ambas cadenas suele ser difusa en los niveles tróficos más elevados (carnívoros), dado que los depredadores rara vez diferencian si la presa recibe los recursos de los productores primarios o del detrito. Por ejemplo, la alimentación de un ave insectívora puede incluir especies de escarabajo que se alimentan de detrito y otras que ingieren tejidos de hoja verde.

20.10 | Los flujos de energía por los niveles tróficos pueden cuantificarse

A fin de cuantificar el flujo de energía por el ecosistema mediante el modelo conceptual de las cadenas tróficas estudiadas anteriormente, es necesario retomar los procesos implicados en la producción secundaria analizados en el Apartado 20.8: consumo, ingestión, asimilación, respiración y producción. Se representará un solo compartimento trófico (Figura 20.19a). La energía disponible para determinado nivel trófico (señalado como n) constituye la producción del siguiente nivel superior ($n - 1$); por ejemplo, la producción primaria neta (P_1) es la energía disponible para los herbívoros (nivel trófico 2). Siguiendo el modelo simple de flujo de energía por un organismo consumidor presentado en el Apartado 20.8, parte de dicha producción se consume o se ingiere (I), mientras que el resto llega a la materia orgánica muerta de la cadena trófica de los detritívoros. Por otro lado, parte de la energía consumida es asimilada por los organismos (A), mientras que la restante se pierde en forma de desecho (W) en la cadena trófica de los detritívoros. De la energía asimilada, parte se pierde en la respiración, como se indica mediante la flecha R que sale de la esquina superior izquierda de la caja, y el resto se destina a la producción (P). Es posible cuantificar este flujo con las eficiencias energéticas definidas en el Apartado 20.8: la eficiencia de asimilación (A/I) y de producción (P/A). No obstante, es necesario introducir otro índice adicional de eficiencia energética: la **eficiencia de consumo**. Ésta es la proporción de ingestión respecto de la producción (I_n/P_{n-1}), y define la cantidad de energía disponible que se consume. Se presentan en la Figura 20.19 algunos valores ilustrativos de estas eficiencias para un herbívoro invertebrado de la cadena trófica de los herbívoros. Por medio de estos valores de eficiencia, es posible rastrear el uso de las 1000 kcal de energía disponible para los herbívoros en forma de producción primaria neta en el nivel trófico de los herbívoros, como se muestra en la Figura 20.19b.

Si se aplican los valores de eficiencia de cada uno de los niveles tróficos en las cadenas tróficas de los herbívoros y detritívoros, se conocerá el flujo de energía por todo el ecosistema. La producción de cada nivel trófico constituye la entrada para el nivel superior siguiente, mientras que la producción sin consumir (individuos muertos) y los desechos de dichos niveles se destinan al compartimento de materia orgánica muerta. El flujo de energía global por el ecosistema varía en función de la transformación inicial de energía solar en producción primaria

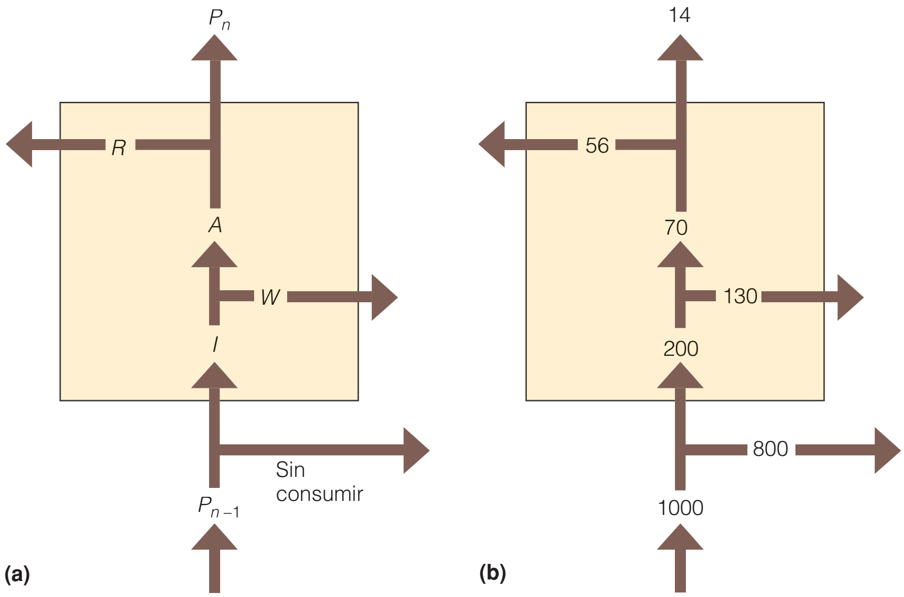


Figura 20.19 | **(a)** Flujo de energía en un solo compartimento trófico. **(b)** Ejemplo cuantificado del flujo de energía por dicho compartimento en el caso de un herbívoro invertebrado en el que se indican los valores de uso en la tabla de eficiencia. Los valores están en kilocalorías (kcal).

Eficiencias para un herbívoro invertebrado

I/P_{n-1} = 20%
A/I = 35%
P_n/A = 20%
W = Desechos
R = Respiración

neta. Toda la energía que entra al ecosistema en forma de producción primaria neta se pierde finalmente por la respiración.

20.11 | La eficiencia de consumo determina la vía del flujo de energía en el ecosistema

Si bien el modelo general de flujo de energía presentado en la Figura 20.18 abarca a todos los ecosistemas, la importancia relativa de las dos principales cadenas tróficas y la tasa a la que fluye la energía por los distintos niveles tróficos varían ampliamente entre los diferentes tipos de ecosistema. La eficiencia de consumo (I_n/P_{n-1}) define la cantidad de energía disponible producida por determinado nivel trófico (P_{n-1}) que se consume en el nivel superior siguiente (I_n). Así, los valores de eficiencia de consumo para los distintos niveles tróficos de consumidores determinan la vía que recorre el flujo de energía por la cadena trófica, lo que proporciona una base comparativa del flujo de energía por los diferentes ecosistemas.

A pesar de su notoriedad, la cadena trófica de los herbívoros no es la de mayor importancia en la mayoría de los ecosistemas terrestres ni en muchos ecosistemas acuáticos. Sólo en algunos ecosistemas acuáticos de aguas abiertas desempeñan un papel predominante en el flujo energético. Los ecólogos Helene Cyr y Michael Pace, de la Universidad de Rutgers, recopilaron las mediciones publicadas de las tasas de consumo de los herbívoros (eficiencia de consumo de los herbívoros), la biomasa herbívora y la producción primaria para diversos ecosistemas acuáticos y terrestres (Figura 20.20). Si bien se observan considerables variaciones entre ambos ambientes, surgen una serie de generalizaciones del análisis. Los ecosistemas acuáticos dominados por el fitoplancton presentan tasas más elevadas de herbivorismo (valor medio de 79 por ciento) que los que están dominados por plantas vasculares (sumergidas y emergentes) (valor medio de 30 por ciento). En cambio, los herbívoros sólo consumen el 17 por ciento de la producción primaria (valor medio) en los ecosistemas terrestres. Por lo tanto, en la mayoría de los ecosistemas terrestres y de aguas poco profundas, con la elevada biomasa en pie y el consumo relativamente bajo de la producción primaria por parte de los herbívoros, predomina la cadena trófica de los detritívoros, mientras que en los ecosistemas acuáticos de aguas profundas, donde existe una baja biomasa, una rápida renovación de organismos y una elevada tasa de consumo, predomina la cadena trófica de los herbívoros.

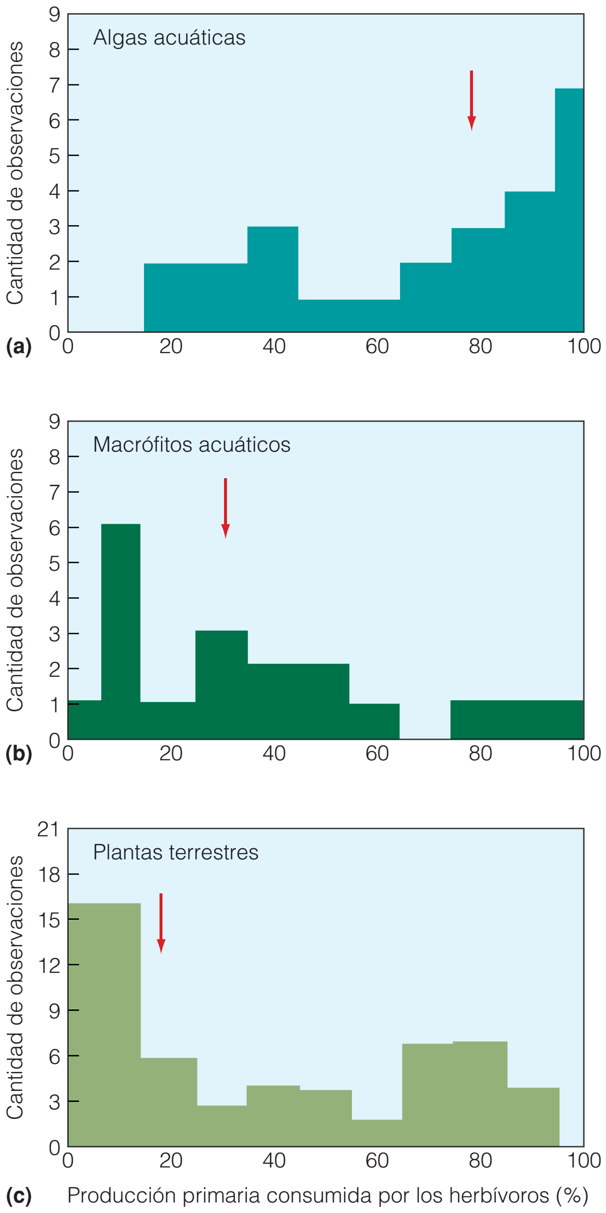


Figura 20.20 | Resultados de una revisión de varios estudios que analizaron las tasas de herbivorismo en diferentes ecosistemas. Los histogramas representan el porcentaje de producción primaria neta consumida por los herbívoros de ecosistemas dominados por **(a)** algas (fitoplancton), **(b)** plantas acuáticas enraizadas y **(c)** plantas terrestres. La cantidad de observaciones hace referencia al número de experimentos con ese nivel de consumo concreto. Las flechas rojas indican el valor medio. Cabe destacar que los herbívoros consumen una proporción sumamente mayor de la producción del fitoplancton que de las plantas acuáticas o terrestres. (Adaptado de Cyr y Pace 1993.) Vaya a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para realizar una prueba de chi cuadrado. (Nature Publishing Group.)

En los ecosistemas terrestres existen claras diferencias en la eficiencia de consumo y el flujo de energía entre los ecosistemas de bosque y los de pradera. Nelson Aristón, de la Universidad de Cornell, revisó varios estudios que analizaban los patrones de flujo de energía por los ecosistemas terrestres y comparó las eficiencias de consumo de los herbívoros (productor primario → herbívoro) y sus depredadores (herbívoro → carnívoro). El autor descubrió que la eficiencia de consumo promedio era de 3,7 por ciento en los herbívoros que habitaban en ecosistemas de bosques caducifolios, mientras que los que vivían en ecosistemas de pradera contaban con un valor de 9,3 por ciento (ambos valores son más bajos que el promedio presentado anteriormente de los ecosistemas estudiados por Cyr y Pace). Se observaron diferencias mucho menos notables en la eficiencia de consumo de los depredadores que habitaban en estos dos tipos de ecosistema. Los depredadores que vivían en los bosques presentaban un valor de 89,9 por ciento, mientras que los que habitaban en ecosistemas de pradera tenían un valor promedio de 77 por ciento.

Los patrones de flujo de energía en ecosistemas de aguas corrientes (arroyos y ríos) difieren significativamente de los ecosistemas terrestres y de aguas estancadas (lagos y océanos). Los ecosistemas de arroyo y los de río presentan una producción primaria neta extremadamente baja y la cadena trófica de los herbívoros es corta (véase el Capítulo 24). La cadena trófica de los detritívoros domina y depende de los suministros de materia orgánica de ecosistemas terrestres vecinos.

La Figura 20.21 representa de forma gráfica los diferentes patrones de transferencia de energía en los cuatro ecosistemas analizados con anterioridad: bosque, pradera, aguas estancadas y aguas corrientes.

20.12 | La energía disminuye en los niveles tróficos sucesivos

Como se puede concluir del análisis anterior y de los estudios presentados en la Figura 20.19, la cantidad de energía que fluye a un nivel trófico disminuye en los sucesivos niveles de la cadena trófica. Este patrón se produce debido a que no toda la energía se emplea para la producción (Figura 20.22). En términos generales, desde el punto de vista de la ecología, sólo un 10 por ciento de la energía almacenada como biomasa en determinado nivel trófico se convierte en biomasa en el nivel siguiente. Por ejemplo, si los herbívoros ingieren 1.000 kcal de energía vegetal, sólo 100 kcal aproximadamente se convertirá en tejido herbívoro, 10 kcal en producción carnívora de primer nivel y 1 kcal en producción carnívora de segundo nivel. No obstante, los ecosistemas no siguen ningún principio simple que regule una proporción constante de energía que llegue a los niveles tróficos siguientes.

Como se ha estudiado hasta el momento, existen diferencias en la eficiencia de consumo, así como en la eficiencia de conversión de energía (eficiencias de asimilación y

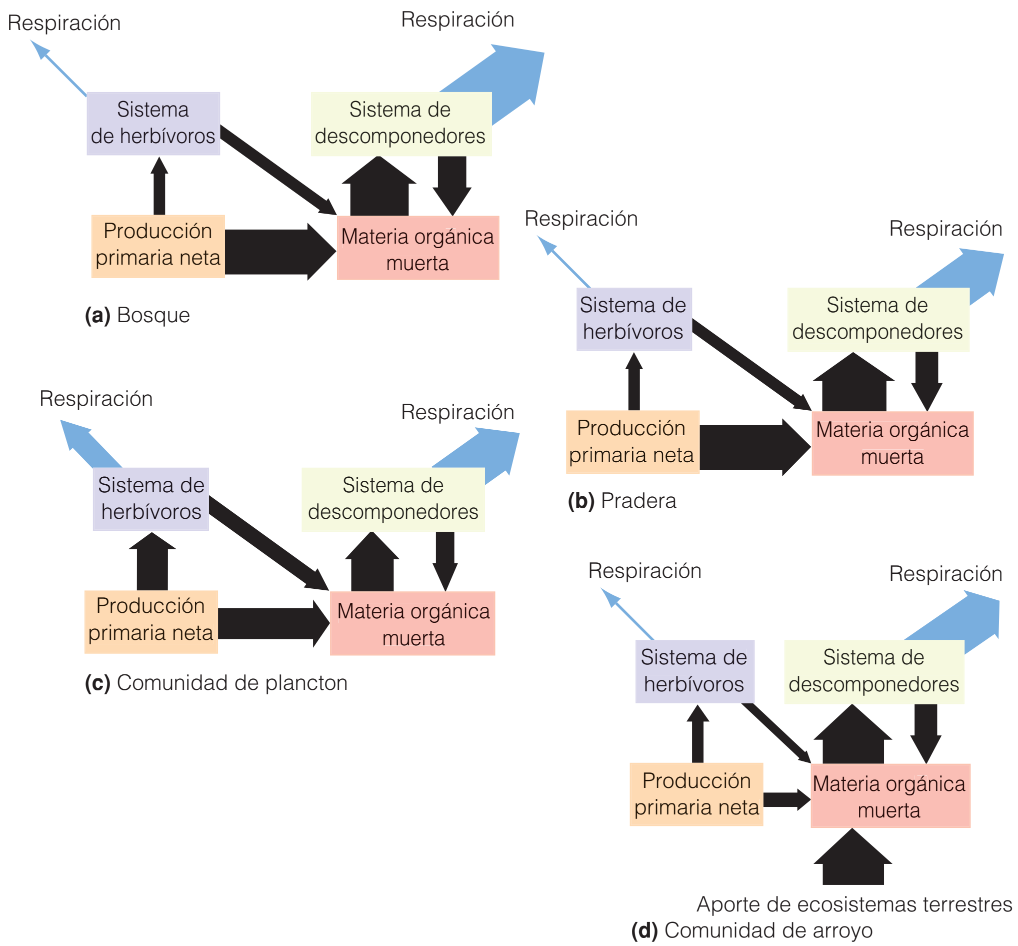

Respiración
Respiración
Sistema de herbívoros
Sistema de descomponedores
Producción primaria neta
Materia orgánica muerta
(a) Bosque
Respiración
Respiración
Sistema de herbívoros
Sistema de descomponedores
Producción primaria neta
Materia orgánica muerta
(b) Pradera
Respiración
Respiración
Sistema de herbívoros
Sistema de descomponedores
Producción primaria neta
Materia orgánica muerta
(c) Comunidad de plancton
Respiración
Respiración
Sistema de herbívoros
Sistema de descomponedores
Producción primaria neta
Materia orgánica muerta
Aporte de ecosistemas terrestres
(d) Comunidad de arroyo

Figura 20.21 | Patrones generales del flujo de energía por cuatro ecosistemas: **(a)** bosque, **(b)** pradera terrestre, **(c)** océano (comunidad de fitoplancton) y (d) arroyo. Los tamaños relativos de las cajas y flechas son proporcionales a la magnitud relativa de los compartimentos y el flujo. (Adaptado de Begon et al. 1986.)

producción) entre los distintos grupos de alimentación (véase la Tabla 20.2). Estas diferencias influyen de forma directa en la tasa a la que la energía de un nivel trófico se transfiere al siguiente. Una medida de eficiencia que se emplea para describir la transferencia de energía entre los niveles tróficos se denomina eficiencia trófica. La **eficiencia trófica** (*ET*) es la proporción de la producción de determinado nivel trófico (P_n) respecto del nivel trófico del cual se alimenta (P_{n-1}): $ET = P_n/P_{n-1}$.

Daniel Pauly y Villy Christensen, de la Universidad de British Columbia, analizaron las eficiencias de transferencia energética informadas en 48 estudios diferentes de ecosistemas acuáticos. Existen considerables variaciones entre los estudios y los niveles tróficos, aunque el valor medio de 10,13 por ciento se aproxima a la regla general de 10 por ciento de transferencia entre los niveles tróficos.

Una importante consecuencia de la disminución en la transferencia de energía por la red trófica es que se produce una consecuente reducción de la biomasa en pie de los organismos en cada uno de los niveles tróficos siguientes. Si se sumara la biomasa o la energía contenida en cada nivel trófico, sería posible establecer pirámides para el ecosistema en estudio (Figura 20.23). La pirámide de biomasa indica mediante el peso, o algún otro índice para medir material vivo, la cantidad total de organismos presentes o energía fijada en un momento dado. Debido a que parte de la energía o material se pierde en cada uno de los niveles tróficos siguientes, la masa total que se mantiene en cada nivel se ve restringida por la tasa a la que la energía se almacena en el nivel inferior siguiente. En general, la biomasa de productores debe superar la de los herbívoros que mantienen, y la biomasa de herbívoros debe ser mayor a la de los carnívoros. Esta circunstancia produce como resultado una pirámide que se va estrechando progresivamente en la mayoría de los ecosistemas (Figura 20.23a).

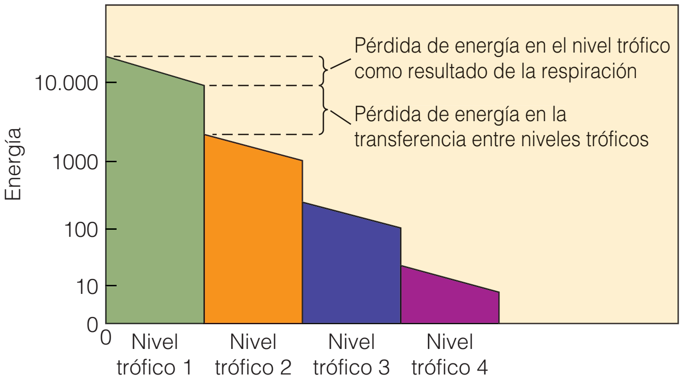


Figura 20.22 | Patrón de transferencia hipotético de energía entre los niveles tróficos. La energía se pierde en cada nivel trófico a medida que la que se emplea para la respiración se disipa en forma de calor. Además, sólo una parte de la energía del nivel trófico inferior se convierte en producción en el nivel superior siguiente.

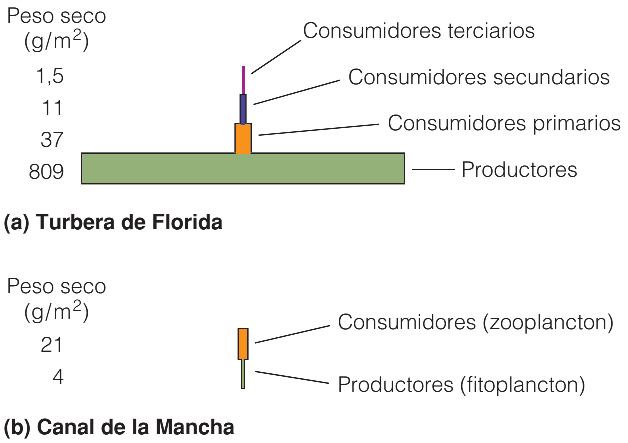


Figura 20.23 | Pirámides de biomasa para la cadena trófica de consumidores de **(a)** un ecosistema de turbera de Florida y **(b)** el ecosistema marino del Canal de la Mancha. La pirámide del ecosistema marino está invertida debido a la alta producción pero la rápida renovación de las poblaciones de fitoplancton (vida corta y elevada tasa de consumo por zooplancton).

Esta organización no se observa en todos los ecosistemas. En algunos ecosistemas como los lagos y mares abiertos, la producción primaria se concentra en las algas microscópicas, organismos que tienen una vida corta y una reproducción veloz. Son ingeridos por el zooplancton herbívoro que presentan un tamaño mayor y una vida más prolongada. En consecuencia, a pesar de la elevada producción de las algas, la biomasa es baja en comparación con la del zooplancton herbívoro (Figura 20.23b), por lo que se observa una pirámide invertida, con una baja biomasa en pie de productores primarios y herbívoros.

Resumen

Leyes de la termodinámica (20.1)

El flujo de energía en el ecosistema mantiene la vida. Las leyes de la termodinámica dirigen la energía. La primera ley afirma que, si bien es posible transferir energía, ésta no puede crearse o destruirse. La segunda ley indica que, cuando se transfiere la energía, parte de ella deja de ser utilizable. A medida que la energía recorre un ecosistema, gran parte de ella se pierde en forma de calor respiratorio. La energía se degrada de un estado más organizado a uno menos organizado o entropía. Sin embargo, el flujo continuo de energía solar evita que los ecosistemas se desmoronen.

Producción primaria (20.2)

El flujo de energía por un ecosistema comienza con el control de la luz solar por las plantas verdes, un proceso denominado producción primaria. La cantidad total de energía que se fija a las plantas es la producción primaria bruta. La cantidad de energía que queda después de que las plantas hayan cumplido con la necesidad respiratoria se conoce como producción primaria neta en forma de biomasa vegetal. La tasa de producción primaria se denomina producción primaria neta, que se mide en unidades de peso por unidad de superficie por unidad de tiempo.

Ecosistemas terrestres (20.3)

La producción de los ecosistemas terrestres se ve afectada por el clima, en particular la temperatura y la precipitación. La primera influye en la tasa de fotosíntesis y la cantidad de agua disponible limita la fotosíntesis y la cantidad de hojas que se pueden mantener. Las condiciones cálidas y húmedas hacen que la selva tropical lluviosa sea el ecosistema terrestre más productivo. La disponibilidad de nutrientes también influye de forma directa en las tasas de producción primaria.

Ecosistemas acuáticos (20.4)

La luz constituye un importante factor que limita la producción en los ecosistemas acuáticos y la profundidad a la que penetra la luz resulta crucial para determinar la zona de producción primaria. La disponibilidad de nutrientes es la influencia predominante en la producción de los océanos. Los ecosistemas más productivos son las aguas costeras de poca profundidad, los arrecifes de coral y los estuarios, en los que existe una mayor disponibilidad de nutrientes. Asimismo, la disponibilidad de nutrientes es un factor dominante en la restricción de la producción primaria neta de ecosistemas lacustres. En los ríos y arroyos, la producción primaria neta es baja, donde los suministros de materia orgánica muerta de los ecosistemas terrestres vecinos forman la principal fuente de energía.

Distribución de energía (20.5)

La energía fijada por las plantas se distribuye a diferentes partes de la misma y a la reproducción. El porcentaje que se distribuye a cada componente varía en función de la forma de vida vegetal y las condiciones ambientales. El patrón de distribución influirá de forma directa en la biomasa en pie y la tasa de producción.

Variación temporal (20.6)

La producción primaria de un ecosistema varía con el tiempo. Las variaciones estacionales y anuales en humedad y temperatura afectan a la producción primaria de manera directa. En los ecosistemas en los que predomina la vegetación leñosa, la producción primaria neta disminuye con la edad. A medida que la proporción de biomasa leñosa respecto del follaje aumenta, una mayor parte de la producción se destina al mantenimiento.

Producción secundaria (20.7)

La producción primaria neta se encuentra a disposición de los consumidores directamente como tejido vegetal o indirectamente a través del tejido animal. Una vez que se consume y se asimila, la energía se destina al mantenimiento, crecimiento y reproducción y a las heces, orina y gas. Los cambios en la biomasa, incluyendo cambios de peso y reproducción, forman la producción secundaria. Ésta depende de la producción primaria. Cualquier restricción ambiental sobre la producción primaria afectará a la producción secundaria del ecosistema.

Eficiencia del uso de energía (20.8)

La eficiencia de producción varía. Los homeotermos cuentan con una elevada eficiencia de asimilación pero una reducida eficiencia de producción, dado que deben gastar mucha energía en el mantenimiento. Los poiquilotermos presentan una baja eficiencia de asimilación pero una elevada eficiencia de producción: emplean más energía en el crecimiento.

Cadenas tróficas y flujo de energía (20.9)

Una de las funciones básicas del ecosistema es el flujo de la energía proviniente del Sol a través de varios consumidores hasta la disipación final mediante una serie de transferencias energéticas conocida como cadena trófica. Los diferentes miembros de una red trófica pueden agruparse en categorías denominadas niveles tróficos o de alimentación. Los autótrofos ocupan el primer nivel trófico; los herbívoros que se alimentan de autótrofos forman el siguiente nivel trófico; los carnívoros que se alimentan de herbívoros constituyen el tercer nivel trófico.

El flujo de energía por los ecosistemas toma dos rutas: una por la cadena trófica de los herbívoros y la otra por la de los detritívoros. La mayor parte de la producción es utilizada por los organismos que se alimentan de materia orgánica muerta. Ambas cadenas tróficas se relacionan a través del suministro de materia orgánica muerta y desechos de la cadena alimentaria de consumidores, que constituye la fuente de entrada para la cadena trófica de los detritívoros.

Cuantificando el flujo de energía (20.10)

En cada nivel trófico, la eficiencia se clasifica en: eficiencia de consumo, la proporción de energía disponible que se consume; eficiencia de asimilación, la porción de energía ingerida que se asimila y no se pierde como desecho; y eficiencia de producción, la parte de energía asimilada que se destina al crecimiento y la respiración. Estos cálculos de eficiencia pueden emplearse para cuantificar el flujo de energía por la cadena trófica.

Eficiencia de consumo (20.11)

La eficiencia de consumo determina el flujo de energía por el ecosistema. La cadena trófica de los detritívoros predomina en los ecosistemas terrestres, donde los herbívoros consumen sólo una pequeña parte de la producción primaria neta. En los ecosistemas de aguas abiertas, como los lagos y océanos, los herbívoros consumen una porción mayor de producción primaria. La eficiencia de consumo de los depredadores es similar en estos ecosistemas.

Pirámides de energía (20.12)

La cantidad de energía que fluye a un nivel trófico disminuye en cada uno de los siguientes niveles tróficos de la cadena. Este patrón se produce debido a que no toda la energía se emplea para la producción. En términos generales desde el punto de vista de la ecología, sólo el 10 por ciento de la energía almacenada como biomasa en un determinado nivel trófico se convierte en biomasa en el siguiente nivel. El gráfico del peso total del conjunto de individuos de cada nivel produce una pirámide en disminución. Sin embargo, en los ecosistemas acuáticos en los que se observa una rápida renovación de los productores acuáticos pequeños la pirámide de biomasa se invierte.

Preguntas de estudio

1. ¿De qué manera difieren los conceptos de comunidad y ecosistema?
2. Relacione los siguientes términos: producción primaria bruta, respiración autótrofa y producción primaria neta.
3. ¿Cómo interactúan la temperatura y la precipitación para afectar a la producción primaria neta en los ecosistemas terrestres?

4. ¿De qué manera varía la producción primaria neta frente a la profundidad del agua en los ecosistemas de aguas estancadas (lagos y océanos)? ¿En qué se basa el perfil vertical de producción primaria neta en dichos ecosistemas?
5. ¿Cómo funciona la producción primaria como restricción de la producción secundaria en los ecosistemas?
6. ¿Qué implica el modelo de control por los depredadores de la estructura de la cadena trófica con respecto al papel de los productores secundarios en el control de la producción primaria neta y la biomasa en pie de los ecosistemas?
7. ¿Cómo se relacionan la eficiencia de asimilación y la de producción con el flujo de energía por un nivel trófico?
8. ¿Cuál es la diferencia en la distribución de energía y la eficiencia de producción entre los homeotermos y poiquilotermos?
9. ¿Cuáles son las dos cadenas tróficas principales y de qué manera se relacionan?
10. ¿Cómo difiere la eficiencia de consumo entre los ecosistemas terrestres y marinos?

Bibliografía adicional

Aber, J. D., y J. M. Melillo. 1991. *Terrestrial ecosystems*. Filadelfia: Saunders College Publishing.

Este libro, bien escrito e ilustrado, ofrece al lector una excelente introducción a la ecología de los ecosistemas.

Gates, D. M. 1985. *Energy and ecology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Este estudio presenta la función de los ecosistemas ecológicos en términos del flujo de energía y abarca una serie de temas desde la fotosíntesis a la producción de los ecosistemas.

Golley, F. B. 1994. *A history of the ecosystem concept in ecology*. New Haven, CT: Yale University Press.

Este libro presenta una introducción histórica del desarrollo del estudio de ecosistemas dentro del marco más amplio de la ecología.

Gosz, J. R., R. T. Holmes, G. E. Likens, y F. H. Bormann. 1978. The flow of energy in a forest ecosystem. *Scientific American* 238:92-102.

Este estudio sintetiza uno de los análisis más exhaustivos del flujo de energía por un ecosistema y proporciona un punto de vista alternativo al más unificado basado en las cadenas tróficas presentadas en este capítulo.

Howarth, R. W. 1988. Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:89-110.

Este estudio revisa la investigación relacionada con el papel de los nutrientes en la restricción de la producción primaria neta de los océanos del mundo.

Leith, H., y R. H. Whittaker, eds. 1975. *Primary productivity in the biosphere*. Ecological Studies Vol. 14. Nueva York: Springer-Verlag.

Un volumen clásico que explora los patrones de producción primaria a escala global. Constituye una excelente fuente para comparar los patrones de producción primaria en los diferentes ecosistemas terrestres y acuáticos de la Tierra.

Linderman, R. L. 1942. The trophic-dynamics aspect of *ecology. Ecology* 23:399-418.

El estudio clásico que desarrolló el concepto de considerar los ecosistemas en términos de producción y flujo de energía.

National Academy of Science. 1975. *Productivity of world ecosystems*. Washington, DC: National Academy of Science.

Este volumen proporciona una excelente síntesis de la producción primaria mundial.

Wiegert, R. C., ed. 1976. *Ecological energetics*. Benchmark papers. Stroudsburg, PA: Dowden, Hutchinson & Ross.

Una recopilación de estudios que analizan el desarrollo del concepto de flujo de energía por los sistemas ecológicos. Ofrece al lector una excelente introducción histórica del desarrollo de ideas en la ecología de ecosistemas.

Capítulo 21 | Descomposición y circulación de nutrientes

21.1 Los nutrientes más esenciales se reciclan dentro del ecosistema
21.2 La descomposición es un proceso complejo que es llevado a cabo por una gran variedad de organismos
21.3 El estudio de la descomposición supone el seguimiento de la materia orgánica muerta hasta su destino final
21.4 Un gran número de factores influyen en la tasa de descomposición
21.5 Los nutrientes de la materia orgánica se mineralizan durante la descomposición
21.6 La descomposición se produce en ambientes acuáticos
21.7 Los procesos clave de los ecosistemas influyen en la tasa de circulación de los nutrientes
21.8 La circulación de nutrientes de los ecosistemas terrestres difiere de la de los ecosistemas acuáticos de aguas abiertas
21.9 El flujo del agua influye en la circulación de nutrientes de ríos y arroyos
21.10 Los ambientes terrestres y marinos influyen en la circulación de nutrientes de los ecosistemas costeros
21.11 Las corrientes oceánicas superficiales producen un transporte vertical de nutrientes

Como hemos visto en el capítulo anterior, el flujo de energía a través de los ecosistemas se basa en el carbono. Comienza con la fijación del dióxido de carbono como compuestos de carbono orgánico simple en el proceso de producción primaria; luego pasa a través de la cadena trófica para finalizar nuevamente en la atmósfera a través del proceso de respiración celular. Sin embargo, la producción primaria depende de la absorción por parte de los vegetales (véase la introducción de la Tercera parte) de un conjunto de nutrientes minerales esenciales (inorgánicos) y su incorporación a los tejidos vivos. La fuente de carbono es el dióxido de carbono de la atmósfera, pero ¿cuál es la fuente de todo el conjunto de elementos esenciales de los cuales depende la vida? Cada elemento tiene su propia historia de origen y movimiento a través del ecosistema y nosotros exploraremos esos caminos, conocidos como ciclos biogeoquímicos, en el Capítulo 22.

Sin embargo, puede decirse que, en general, la fuente de esos nutrientes esenciales es tanto la atmósfera, en el caso del carbono, como la meteorización de rocas y minerales (tema que ha sido tratado en los Capítulos 4 y 5). Una vez en el suelo o en el agua son absorbidos por las plantas, y, desde allí, se desplazan a través de la cadena trófica. De hecho, los nutrientes en forma orgánica, almacenados en los tejidos vivos, representan una proporción significativa de nutrientes dentro de los ecosistemas. Entonces, ¿cuál es el destino de esos nutrientes una vez que han hecho su camino en la cadena trófica? Cuando ese tejido vivo llega a la senectud, los nutrientes vuelven al suelo o a los sedimentos, en forma de materia orgánica muerta y a partir de allí toman su camino a través de la cadena trófica de los descomponedores. Pero a diferencia del carbono, la mayoría de los nutrientes se reciclan dentro del ecosistema. Varios descomponedores microbianos transforman los nutrientes orgánicos en alguna forma mineral, y los nutrientes quedan nuevamente disponibles para que las plantas los tomen y los incorporen a nuevos tejidos vegetales. Este proceso se denomina **circulación interna** y es una característica esencial de todos los ecosistemas. Representa el reciclado de los nutrientes dentro del ecosistema.

En este capítulo examinaremos los procesos implicados en el reciclado de nutrientes dentro del ecosistema. El centro de nuestro estudio lo formarán los procesos de descomposición y mineralización de nutrientes y los factores ambientales que controlan el ritmo en el que ocurren estos procesos. Además, examinaremos de qué modo este proceso general, común a todos los ecosistemas, varía entre los ecosistemas terrestres y acuáticos y de ese modo estableceremos el escenario para el estudio específico de los ciclos biogeoquímicos en el Capítulo 22.

21.1 | Los nutrientes más esenciales se reciclan dentro del ecosistema

La circulación de nutrientes dentro del ecosistema terrestre está representada en la Figura 21.1. Utilizaremos el elemento esencial nitrógeno como ejemplo para seguir el camino de los nutrientes desde el suelo a la vegetación, y su vuelta al suelo.

Como con todos los elementos esenciales, las plantas necesitan nitrógeno en forma inorgánica o mineral. El nitrógeno en la solución del suelo (en forma de amonio y nitrato) se absorbe por las raíces de las plantas y es utilizado para producir proteínas, enzimas y otros compuestos basados en el nitrógeno. Este paso representa la transformación del nitrógeno de una forma inorgánica a una orgánica, es decir, nitrógeno contenido en tejidos vegetales vivos. Como hemos visto en el Apartado 6.10, la disponibilidad de nitrógeno y otros nutrientes en la solución del suelo limitará la tasa de absorción de las plantas y, como consecuencia, la tasa de producción primaria neta (véase el Apartado 19.3). En el caso del nitrógeno, la tasa de absorción de las plantas influirá directamente sobre la tasa de fotosíntesis (véase la Figura 6.24).

Cuando el tejido vegetal llega a la senectud, los nutrientes vuelven a la superficie del suelo en forma de materia orgánica muerta. Sin embargo, antes de la senectud, las plantas absorben una porción de los nutrientes de los tejidos viejos para almacenarlos y utilizarlos en la producción de tejidos nuevos. Este proceso de reciclado de nutrientes dentro de la planta se denomina **retranslocación** o **reabsorción**. Por ejemplo, cuando los días de otoño se acortan en los bosques caducifolios de las regiones templadas, se reduce la capacidad de las plantas para sintetizar clorofila (el pigmento que utiliza la luz y que le da a las hojas su color verde; véase el Apartado 6.1). Los pigmentos anaranjados y amarillos (carotinoides y xantófilas) siempre presentes dentro de la hoja, comienzan a ser evidentes. Además, las células viejas de las hojas también producen otras sustancias químicas, particularmente las antocianinas, que son las responsables de los colores púrpuras y rojizos. Algunas especies, en particular los robles, contienen grandes cantidades de taninos en sus hojas que producen una coloración marrón. A medida que este proceso ocurre, el agua y los nutrientes se dirigen hacia los tallos y salen

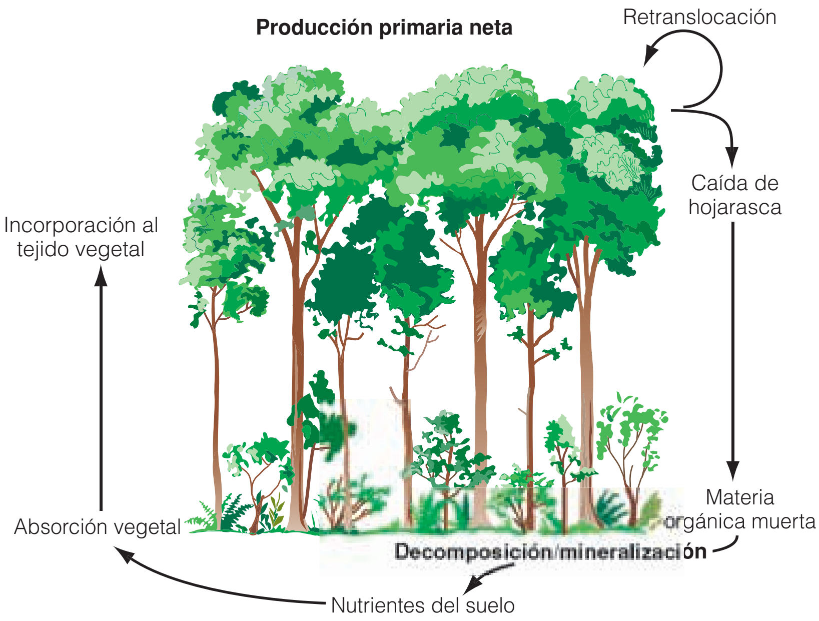


Figura 21.1 | Un modelo generalizado de la circulación de nutrientes en el ecosistema terrestre.

Tabla 21.1 | **Contenido de nitrógeno en hojas vivas y en senectud para nueve especies de árboles que se encuentran en Virginia Central***

Especies	Hojas verdes % N	Hojas en senectud % N	Retranslocación % N
Roble blanco	2,08	0,82	60,6
Roble escarlata	2,14	0,85	60,3
Roble americano del sur	1,88	0,60	68,1
Arce rojo	1,96	0,76	61,2
Tulípero	2,55	0,90	64,7
Pino de Virginia	1,62	0,54	66,7
Carpe americano	2,20	1,16	47,3
Árbol del ámbar	1,90	0,59	68,9
Plátano	2,10	0,90	57,1

* Todos los valores están expresados como porcentaje de peso seco. El porcentaje de retranslocación de nitrógeno es la diferencia entre el contenido de nitrógeno de las hojas verdes y de las hojas en senectud expresado como porcentaje del contenido de nitrógeno en hojas verdes.

de las hojas. Alrededor del 70 por ciento del nitrógeno de las hojas verdes puede ser recuperado por la planta antes de la senectud y la caída al suelo del bosque (Tabla 21.1), reduciendo la cantidad de nutrientes que vuelven al suelo como materia orgánica muerta.

Una vez en el suelo forestal, varios organismos descomponedores deshacen y consumen los tejidos vegetales muertos y transforman los nutrientes orgánicos en minerales durante el proceso de mineralización (que será discutido con mayor detalle en el Apartado 21.5). El ciclo está ahora completo y los nutrientes están de nuevo disponibles para que las plantas los absorban y los incorporen a los tejidos vegetales.

21.2 | La descomposición es un proceso complejo que es llevado a cabo por una gran variedad de organismos

El proceso clave en el reciclado de nutrientes dentro de los ecosistemas es la descomposición. La descomposición es la ruptura de los enlaces químicos formados durante la construcción de los tejidos animales y vegetales. Mientras que la fotosíntesis implica la incorporación de energía solar, dióxido de carbono, agua y nutrientes inorgánicos a los compuestos orgánicos (materia viva), la descomposición supone la liberación de la energía fijada originalmente por la fotosíntesis, dióxido de carbono y agua y, finalmente, la conversión de compuestos orgánicos en nutrientes inorgánicos.

La descomposición es un conjunto de procesos, que incluyen la lixiviación, la fragmentación, los cambios en la estructura física y química, la ingestión y la excreción de productos de desecho. Estos procesos son llevados a cabo por una gran variedad de organismos descomponedores. Todos los heterótrofos son, en cierta medida, descomponedores. A medida que digieren el alimento, descomponen la materia orgánica, la alteran estructural y químicamente y la liberan parcialmente en forma de productos residuales. Sin embargo, los que típicamente denominamos descomponedores, son organismos que se alimentan de materia orgánica muerta o de desechos. Este grupo está compuesto por descomponedores microbianos y está formado principalmente por bacterias, hongos y detritívoros, animales que se alimentan de materia orgánica muerta, inclusive el estiércol.

Los innumerables organismos involucrados en la descomposición se catalogan en varios grupos importantes según su tamaño y función. Los organismos más frecuentemente asociados con el proceso de descomposición son los que forman parte de la microflora, compuesta por bacterias y hongos. Las bacterias pueden ser aerobias, y necesitar oxígeno para su metabolismo (respiración), mientras que otras pueden ser anaerobias, capaces de llevar a cabo sus funciones metabólicas sin oxígeno, utilizando compuestos inorgánicos. El tipo de respiración que realizan las bacterias anaerobias, comúnmente halladas en el fango, en sedimentos de hábitats acuáticos y en el rumen de los herbívoros ungulados, es la fermentación (véase el Apartado 7.1).

Las bacterias son los descomponedores dominantes de la materia animal muerta, mientras que los hongos son los descomponedores más importantes de la materia vegetal. Los hongos extienden sus hifas hacia la materia orgánica para extraer los nutrientes. Existen tipos diferentes de hongos: las especies que se alimentan de compuestos altamente orgánicos y solubles, como la glucosa y los hongos más complejos que invaden los tejidos con sus hifas.

Las bacterias y los hongos segregan enzimas en los tejidos vegetales y animales para descomponer los compuestos orgánicos complejos. Algunos de los productos resultantes son absorbidos luego como comida. Después de que un grupo haya aprovechado la materia en la capacidad de sus posibilidades, aparece un grupo diferente de bacterias y hongos que poseen la capacidad de utilizar el resto de dicha materia. De este modo, una sucesión de microfloras actúa en la descomposición de la materia orgánica hasta que, finalmente, ésta queda reducida a nutrientes inorgánicos.

La descomposición se realiza con la ayuda los detritívoros invertebrados, que fragmentan las hojas, las ramitas y otras materias orgánicas muertas (detrito). Estos organismos se agrupan en cuatro importantes grupos clasificados según la anchura de su cuerpo: (1) microfauna y microflora ($< 100\ \mu m$), que incluyen protozoos y nemátodos que habitan en el agua y en los poros del suelo; 2) mesofauna, cuya

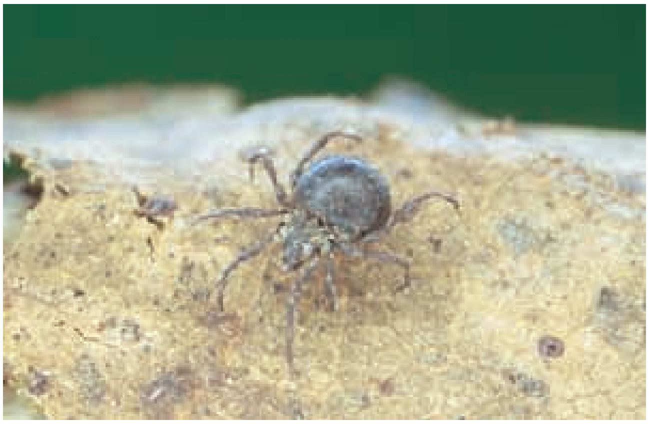


Figura 21.2 | Los colémbolos y los ácaros son los detritivoros pequeños que más abundan.

anchura del cuerpo oscila entre 100 μm y 2 mm, que incluye a los ácaros (Figura 21.2), gusanos blancos y colémbolos que viven en espacios de aire del suelo; 3) macrofauna (2-20 mm); y 4) megafauna, (> 20 mm). Las últimas dos categorías están representadas por los milpiés, las lombrices y los caracoles en hábitats terrestres y por otros anélidos y moluscos, así como pequeños crustáceos, especialmente anfípodos e isópodos y los cangrejos en los hábitats acuáticos. Las lombrices y los caracoles dominan la megafauna. La macrofauna y la megafauna pueden escarbar en el suelo o el sustrato para crear su propio espacio, y dentro de la megafauna, las lombrices, tienen una importante influencia en la estructura del suelo (véase el Capítulo 5). Estos detritívoros se alimentan de restos de vegetales y animales y de materia fecal.

La energía y los nutrientes incorporados a la biomasa bacteriana y fúngica no dejan sin explotar el mundo de los descomponedores. Los microbívoros se alimentan de bacterias y hongos. Los que forman parte de este grupo son los protozoos, como las amebas, los colémbolos (Colembolla), los nematodos, las formas larvarias de escarabajos (Coleoptera) y los ácaros (Acari). Las formas más pequeñas se alimentan sólo de hifas bacterianas y fúngicas. Debido a que las formas mas grandes se alimentan tanto de la microflora como de detrito, a menudo es difícil diferenciar a los miembros de este grupo de los detritívoros.

21.3 | El estudio de la descomposición supone el seguimiento de la materia orgánica muerta hasta su destino final

Los descomponedores, como todos los heterótrofos, obtienen su energía y la mayoría de sus nutrientes del consumo de compuestos orgánicos. La energía proviene de la oxidación de los compuestos de carbono, los carbohidratos (como la glucosa), en el proceso de respiración (véase la introducción de la Tercera parte). Los ecólogos estudian el proceso de descomposición mediante el diseño de experimentos que realizan un seguimiento de la desintegración de los tejidos muertos vegetales y animales a través del tiempo. El enfoque más ampliamente utilizado es el que utiliza bolsas de hojarasca para examinar la descomposición del tejido vegetal muerto (denominado hojarasca vegetal). Las bolsas de hojarasca son mallas construidas con un material sintético que no se descompone fácilmente (Figura 21.3). Los orificios de la bolsa deben ser lo suficientemente grandes como para permitir la entrada a los organismos descomponedores y que se alimenten de la hojarasca, pero lo suficientemente pequeños para no permitir que el material vegetal descompuesto salga de la bolsa (los orificios normalmente miden entre 1 y 2 mm).

Se coloca una cantidad fija de material de hojarasca en cada bolsa. En los experimentos presentados en la Figura 21.4, para cada una de las tres especies de árboles, se llenaron 30 bolsas con 5 gramos de hojarasca cada una. Estas bolsas fueron enterradas en la capa de hojarasca del bosque. En seis intervalos durante el transcurso de un año, se recolectaron cinco bolsas de cada especie y su contenido fue secado y pesado en el laboratorio. A partir de esos datos, se pudo determinar la tasa de descomposición para cada una de las especies (véase Cuantificando de la ecología 21.1 / La estimación de la tasa de descomposición).

Fíjese en que en la Figura 21.4, la porción de hojarasca que va quedando en las bolsas decrece continuamente con

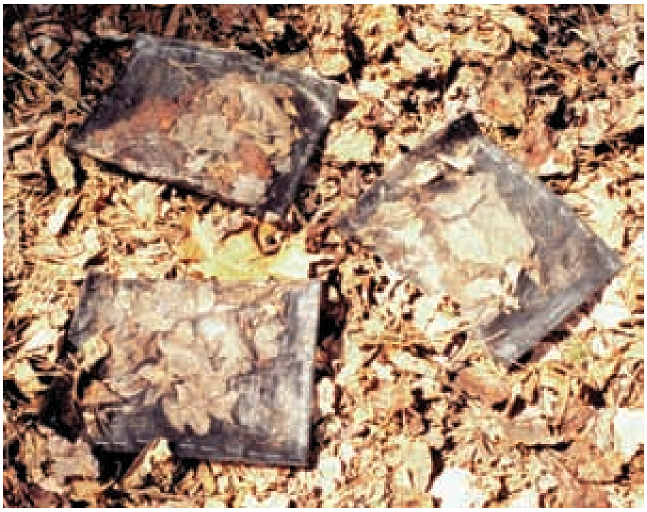


Figura 21.3 | Experimento de bolsas de hojarasca. En este ejemplo se ha colocado una cantidad conocida de hojas en senectud dentro de las bolsas de malla en el suelo forestal. Las bolsas se recolectan en diversos intervalos de tiempo y la pérdida de masa debido al consumo de los descomponedores se estudia a través del tiempo.

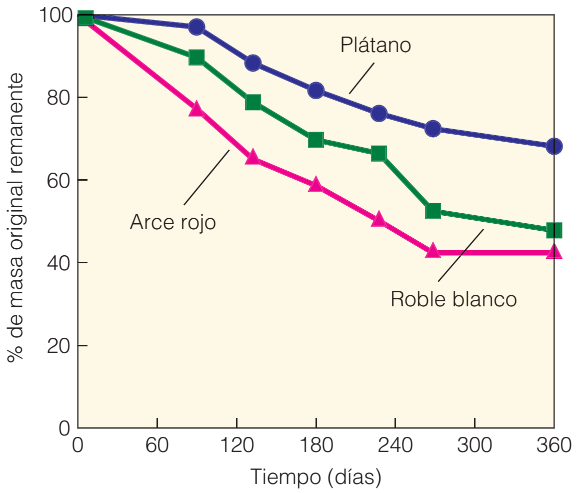


Figura 21.4 | Resultados de un experimento de bolsas de hojarasca diseñados para examinar la descomposición de las hojas caídas del arce rojo, el roble blanco y el plátano. La descomposición se expresa como el porcentaje de masa original que se mantiene en diferentes momentos durante el primer año del experimento. (Adaptado de Smith, 2002).

el tiempo. Cuando los organismos descomponedores consumen la hojarasca y utilizan el carbono como fuente de energía, el carbono finalmente se pierde en la atmósfera en forma de CO_2 en el proceso de la respiración. Es importante mencionar, sin embargo, que en esta aproximación al estudio de la descomposición, a medida que el tiempo pasa, la masa de materia orgánica que queda en la bolsa de hojarasca incluye tanto material vegetal original como bacterias y hongos (descomponedores microbianos) que han crecido y colonizado la hojarasca. Pocos estudios han cuantificado los cambios en la cantidad de la materia orgánica primaria (material vegetal original) y secundaria (biomasa microbiana) en las hojas de descomposición (masa restante), debido a la dificultad para hacerlo.

El ecólogo microbiano Martín Swift, de la Universidad de Zimbabwe, ha podido calcular el crecimiento del hongo durante la descomposición del serrín de la madera al medir los cambios en el contenido de quitina, la cual está restringida a las paredes celulares de los hongos. Hacia el final del experimento, se registró un 39 por ciento de pérdida de peso en el serrín, pero el cálculo de la biomasa demostró que el 58 por ciento de la masa restante estaba compuesta de biomasa micótica viva y muerta. La tasa aparente de descomposición (k) del serrín fue de 0,04/semana pero aumentó a más del doble 0,09/semana cuando se volvió a calcular y se excluyó la biomasa fúngica (véase Cuantificando la ecología / La estimación de la tasa de descomposición, para una mayor comprensión del significado de k). Este cambio en la proporción de materia orgánica restante en vegetales y descomponedores de biomasa es crucial para comprender las dinámicas de otros nutrientes, como el nitrógeno, durante el proceso de descomposición; un tema que examinaremos posteriormente en el Apartado 21.5.

21.4 | Un gran número de factores influyen en la tasa de descomposición

No toda la materia orgánica se descompone al mismo ritmo. Como ejemplo se pueden observar las diferencias en las tasas de descomposición de la hojarasca de las tres especies de árboles que se muestran en la Figura 21.4. De la gran cantidad de estudios llevados a cabo durante los últimos 50 años, ha surgido un gran número de generalizaciones acerca de los factores que influyen en la tasa de descomposición. La tasa de descomposición (pérdida de masa) está relacionada tanto con (1) la calidad de los desechos vegetales como sustrato para los microorganismos y la fauna del suelo activos en el proceso de descomposición y (2) las características del ambiente físico que poseen una influencia directa en las poblaciones de descomponedores, concretamente en las propiedades del suelo (por ej. textura y pH) y en el clima (temperatura y precipitaciones).

Las características que influyen en la calidad de la hojarasca como fuente de energía están relacionadas directamente con los tipos y cantidades de compuestos de carbono presentes; concretamente los tipos de enlaces químicos presentes y el tamaño y la estructura tridimensional de las moléculas en las cuales se forman los enlaces. El carbono es abundante en los restos vegetales, normalmente constituye entre el 45 y el 60 por ciento del peso seco del tejido vegetal, pero no todos los compuestos de carbono poseen la misma calidad como fuente de energía para los descomponedores microbianos. La glucosa y otros monosacáridos, es decir, los primeros productos de la fotosíntesis, son fuentes de carbono de muy alta calidad. Esas moléculas son físicamente pequeñas. La ruptura de sus enlaces químicos produce una energía mucho mayor a la necesaria para sintetizar las enzimas necesarias para romperlas. La celulosa y la hemicelulosa son los principales componentes de las paredes celulares. Estos compuestos son más complejos en estructura y por lo tanto más difíciles de descomponer que los carbohidratos simples. Son de una calidad moderada como sustratos de la descomposición microbiana. Las moléculas de lignina, mucho mayores, se encuentran entre los más complejos y variables compuestos de carbono de la naturaleza. No existe una descripción química precisa de la lignina; más bien, representa una clase de compuestos. Esos compuestos poseen moléculas muy grandes intrincadamente plegadas en complejas estructuras tridimensionales que protegen de forma muy eficaz gran parte de la estructura interna del ataque de sistemas de enzimas. Como tal, la lignina, el elemento más importante de la madera, se encuentra entre los componentes que más tarda en descomponerse del tejido vegetal. Los compuestos de

Cuantificando la ecología 21.1 | La estimación de la tasa de descomposición

Los experimentos con bolsas de hojarasca como los que se han presentado en las Figuras 21.4 y 21.12 son los primeros medios mediante los cuales los ecólogos han estudiado el proceso de descomposición. Al recolectar múltiples bolsas de hojarasca (réplicas) a intervalos regulares durante el proceso de descomposición, la proporción de pérdida de masa (o la proporción de masa remanente) puede determinarse a través del tiempo. Esos datos, a su vez, pueden ser utilizados para estimar la tasa de descomposición. Cada punto de la Figura 1 representa el promedio de cinco bolsas de hojarasca replicadas recolectadas en un día determinado durante el experimento. El eje x es el tiempo (semanas), y el eje y es el porcentaje de masa original restante.

La pérdida de masa a través del tiempo está generalmente expresada como una función exponencial negativa:

$$\text{Masa original remanente} = e^{-kt}$$

Aquí, e es el logaritmo natural, t es la unidad de tiempo utilizada (años, meses, semanas o días), y k es el coeficiente de descomposición, que define la pendiente de la curva exponencial negativa. El coeficiente de descomposición puede estimarse utilizando técnicas de regresión (con la utilización de un modelo de regresión exponencial a la serie de datos: $y = e^{-kx}$, donde y es la masa original remanente y x el tiempo correspondiente en unidades de semanas). Esto fue realizado para los datos presentados en la Figura 1, y también se presentan las ecuaciones resultantes. Las estimaciones de k para el arce rojo y el pino de Virginia son de 0,0167 y 0,0097 respectivamente, en unidades de pérdida de proporción de masa por semana. En este ejemplo, los valores están multiplicados por 100 para convertir la proporción en porcentajes. Cuánto más alto es el valor de k, más rápida es la tasa de descomposición.

Los datos del mismo estudio de bolsas de hojarasca para una tercera especie de árbol, el plátano (*Platanus occidentalis*), se presentan en la Tabla 1. Cada valor representa la masa seca remanente de los 7 gramos de peso seco originales de desechos de hojas que fueron depositadas en la bolsa en el comienzo del experimento (día 0). El porcentaje de masa original remanente fue, por lo tanto, calculado al dividir cada valor por 7 y multiplicarlo por 100 para convertir la proporción en un porcentaje. ●

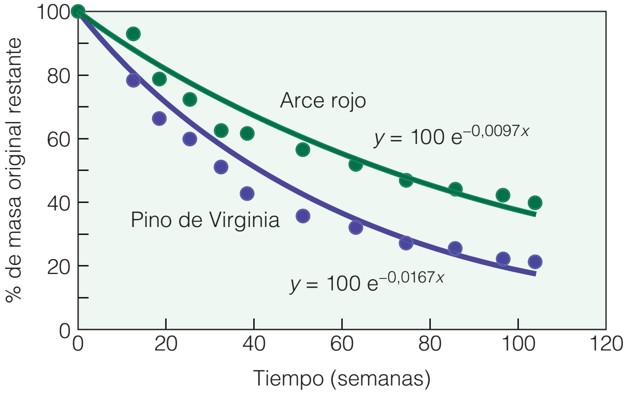


Figura 1.1 | Datos de los dos experimentos con bolsas de hojarasca que examinaron la tasa de descomposición de las hojas secas del arce rojo (*Acer rubra*) y el pino de Virginia *(Pinus virginiana*) durante un periodo de 2 años. Cada punto representa el promedio de masa remanente en la muestra de cinco bolsas replicadas de hojarasca en ese periodo de tiempo. Las líneas representan la relación pronosticada basada en la solución para la descomposición del coeficiente k utilizando el modelo exponencial negativo discutido en el texto. Los valores de k fueron calculados utilizando técnicas de regresión no lineales.

1. Utilizando los datos de la Tabla 1, calcule el valor promedio para las cinco réplicas del ejemplo en cada periodo de tiempo y luego convierta ese valor promedio en porcentaje de masa original remanente (0% OMR). Luego determine los valores promedio resultantes de % OMR (eje y) como función de tiempo (eje x) como se muestra en la Figura 1. Para compararlos, deberá convertir los días en semanas.
2. ¿Cómo se comparan los patrones generales de descomposición (%OMR) a través del tiempo con los del arce rojo y el pino de Virginia presentados en la Figura 1?
3. ¿Qué resultado espera obtener de la comparación de la concentración de lignina de las hojas del plátano y las del arce rojo o el pino de Virginia? ¿por qué?

Tabla 1 | **Estudio de bolsas de hojarasca tras la descomposición de hojas secas del plátano***

	Día											
Bolsa de hojarasca	**0**	**90**	**131**	**179**	**228**	**269**	**360**	**445**	**525**	**603**	**680**	**730**
Réplica 1	7	6,92	5,82	5,69	5,29	4,89	4,66	4,33	4,06	3,78	3,84	3,71
Réplica 2	7	6,84	6,08	5,59	5,28	4,99	4,87	4,24	3,99	4,09	3,71	3,83
Réplica 3	7	6,91	5,98	5,83	5,38	5,18	4,75	4,38	4,26	4,01	3,60	3,78
Réplica 4	7	6,75	5,74	5,88	5,44	5,13	4,92	4,50	4,21	3,88	3,92	3,58
Réplica 5	7	6,72	5,88	5,78	5,41	5,21	4,72	4,19	4,08	3,87	3,82	3,65

* Todos los valores en gramos de peso seco. El peso inicial de la hojarasca de cada bolsa fue de 7,0 gr.

la lignina son de tan baja calidad como fuente de energía que casi no participan en la ganancia neta de energía de los microbios durante la descomposición. Las bacterias no degradan la lignina; ésta es descompuesta por un solo grupo de hongos, los basidiomicetes (entre los que se encuentran las setas).

La variación en las tasas de consumo de los diferentes compuestos del carbono se ha demostrado en un experimento que examinó la tasa a la cual el carbono fue consumido durante la descomposición de una cantidad de paja colocada en la superficie del suelo (Figura 21.5). El contenido total del carbono en la paja, expresado como un porcentaje de masa original, disminuyó de manera exponencial durante el periodo de estudio que duró 80 días. Sin embargo, cuando el carbono total fue separado en varias clases de compuestos de carbono, las tasas a las cuales se descompusieron esos compuestos variaron ampliamente. Las proteínas, los monosacáridos y otros compuestos solubles produjeron el 15 por ciento de contenido total original del carbono. Esos compuestos se descompusieron muy rápidamente y desaparecieron por completo dentro de los primeros días del experimento. La celulosa y la hemicelulosa produjeron alrededor del 60 por ciento del contenido de carbono original. Aunque esos compuestos se descompusieron más lentamente que las proteínas y los monosacáridos, a las 3 semanas del experimento ya estaban completamente descompuestas. La tercera categoría de compuestos de carbono examinada, la lignina, produjo alrededor del 20 por ciento del carbono original total. Esos compuestos se desintegraron muy lentamente durante el transcurso del experimento y la mayor parte de la lignina permaneció intacta hasta el día 80. A medida que se producía la descomposición en el experimento, disminuía la calidad de los recursos de carbono. Los compuestos de carbono de calidad alta e intermedia disminuían a una tasa relativamente rápida. Así, la proporción del carbono total restante como compuesto de lignina se incrementa a través del tiempo de manera continua. El componente creciente de lignina disminuyó en general la calidad de la hojarasca restante como fuente de energía de los descomponedores microbianos y, por lo tanto, ralentizando la tasa de descomposición.

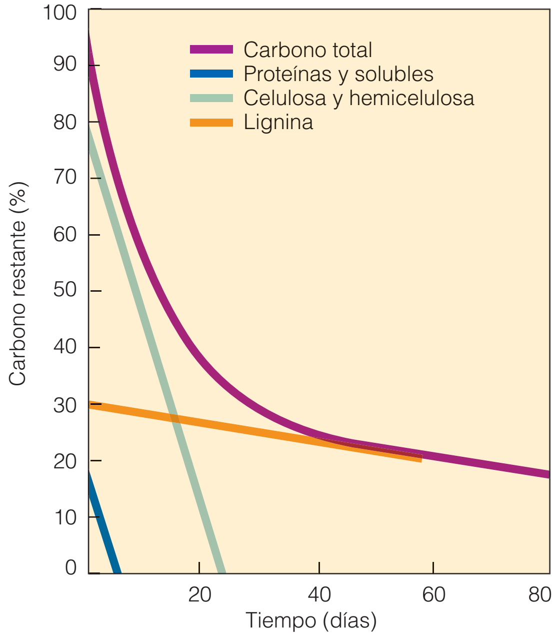


Figura 21.5 | Variación en la tasa de descomposición (pérdida de masa) de diferentes clases de compuestos de carbono en un experimento que examinaba la descomposición de paja en la superficie del suelo. En cualquier momento, la suma de las tres clases de compuestos de carbono es igual al valor total del carbono. (Adaptado de Smith, Heal y Anderson, 1979.)

Debido a su baja calidad como fuente de energía, la proporción de carbono contenida en los compuestos basados en lignina se utiliza como índice de calidad de la hojarasca para los organismos descomponedores. La diferencia en la tasa de descomposición de las tres especies que se muestran en la Figura 21.4 es un resultado directo de su contenido inicial de lignina. Las hojas recién caídas del arce rojo (*Acer rubrum*) poseen un contenido de lignina del 11,7 por ciento en comparación con el 17,7 por ciento de las hojas del roble blanco (*Quercus alba*) y el 36,4 por ciento de las del plátano (*Platanus occidentalis*). En general, existe una relación inversa entre la tasa de descomposición y la calidad del carbono de la hojarasca vegetal y su contenido de lignina al inicio de la descomposición. Esta relación inversa entre la tasa de descomposición y la calidad del carbono de la hojarasca como fuente de energía para los descomponedores ha sido observada en una amplia gama de especies de vegetales que habitan tanto en ambientes terrestres como en acuáticos (Figura 21.6). La calidad del carbono en la hojarasca puede tener una influencia particularmente importante en la descomposición en los ambientes costeros marinos. El fitoplancton posee una baja concentración de lignina y, por lo tanto, su descomposición es más rápida. Sin embargo, las plantas vasculares, como las de las praderas marinas, las marismas y los juncos que habitan ecosistemas de estuarios y marismas, pueden tener concentraciones de lignina que se aproximan a aquellos de las plantas terrestres. La descomposición de esa hojarasca depende del contenido del oxígeno en el agua. En el fango y en los sedimentos de hábitats acuáticos donde los niveles de oxígeno son extremadamente bajos, las bacterias anaerobias realizan la mayor parte de la descomposición de los compuestos de lignina y, por lo tanto, hacen más lenta la tasa general de descomposición (Figura 21.7).

Además de la calidad de la materia orgánica muerta como fuente de alimento, el ambiente físico también tiene un efecto directo tanto en los macro- como en los micro-des-

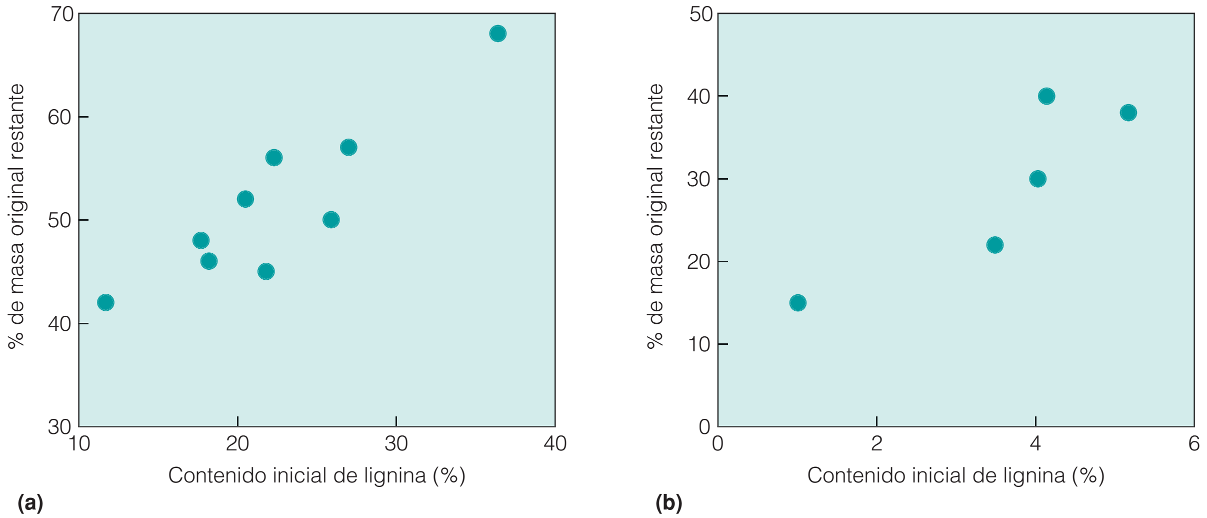


Figura 21.6 | Relación entre el contenido inicial de lignina en la hojarasca y la tasa de descomposición para una variedad de hojarascas tanto en ambientes **(a)** terrestres (Adaptado de Smith, 2002) y **(b)** acuáticos (Adaptado de Klap et al., 1999) Cada punto del gráfico representa una especie vegetal. Diríjase a QUANTIFYit! en **www.ecologyplace.com** para llevar a cabo un análisis de la regresión.

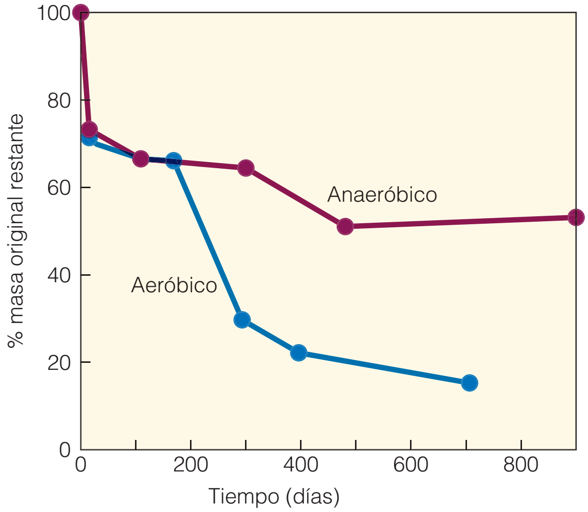


Figura 21.7 | Resultados de un experimento de bolsas de hojarasca diseñado para examinar la descomposición de la hojarasca de *Spartina alternifolia* expuesta a condiciones aeróbicas (bolsas de hojarasca en la superficie de las marismas) y anaeróbicas (enterradas entre 5 y 10 cm por debajo de la superficie de las marismas). (Adaptado de Valiela, 1984.)

componedores y, por lo tanto, en la tasa de descomposición. Tanto la temperatura como la humedad influyen mucho en la actividad microbiana. Las bajas temperaturas reducen o inhiben la actividad microbiana como también lo hacen las condiciones de baja humedad. El ambiente óptimo para los microbios es el que es tibio y húmedo. Como resultado, las tasas de descomposición son mayores en climas tibios y húmedos (véase Perfil de Investigadores: Edward A. G. (Ted) Schuur). La alternancia entre humedades altas y bajas, así como las temporadas de baja humedad continua reducen tanto la actividad como las poblaciones de microflora.

Se ha representado el efecto del clima en la descomposición de las hojas de arce rojo en tres sitios del Este de Norteamérica (Nuevo Hampshire, Virginia Occidental y Virginia) en la Figura 21.8. Aunque el contenido de lignina de las hojas del arce rojo no varía significativamente de un lugar a otro, la tasa de descomposición aumenta a medida que uno se mueve hacia el Sur desde Nuevo Hampshire hacia Virginia Occidental y Virginia. Estas diferencias observadas pueden ser atribuidas directamente a las diferencias en el clima de los sitios. La temperatura diaria promedio en Nuevo Hampshire es de 7,2 ºC y la evaporación potencial anual media (véase el Capítulo 4, Apartado 4.9) es de 621mm. La temperatura diaria media en Virginia Occidental es de 12,2 ºC y la evaporación potencial anual promedio es de 720mm, mientras que la temperatura diaria media en Virginia es de 14,4 ºC y la evaporación potencial media es de 806 mm.

La influencia directa de la temperatura en los descomponedores da como resultado un patrón diurno de actividad microbiana concreto medido a través de la respiración microbiana desde el suelo (Figura 21.9). El patrón diario de temperatura es paralelo a la liberación de CO_2 desde el suelo debido a la respiración de los descomponedores microbianos.

Perfil de investigadores | Edward A. G. (Ted) Schuur

Departamento de Botánica
Universidad de Florida, Gainesville, Florida

Los ambientes húmedos y cálidos de las selvas lluviosas tropicales constan de las más altas tasas de producción primaria neta y descomposición de todos los ecosistemas terrestres del mundo. O al menos era lo que se creía antes del trabajo del ecólogo Ted Schuur, de la Universidad de Florida. La investigación de Schuur está dirigida a cómo las características de las especies y las del ambiente físico interactúan para controlar los patrones de la producción primaria neta y la circulación de nutrientes en los ecosistemas terrestres. Gran parte de su trabajo en este tema ha sido realizado en los bosques de Maui en las islas hawaianas.

La isla de Maui posee un ambiente único para explorar las interacciones entre los controles bióticos y abióticos en los procesos de ecosistemas por dos razones. Primero, la interacción de la topografía y los prevalecientes y variables vientos del Este dan como resultado una variedad de condiciones microclimáticas en la isla. Segundo, la flora de las islas hawaianas es relativamente pobre en especies, por lo que unas pocas especies y géneros ocupan un amplio campo de condiciones ambientales.

Las sombras de lluvia (véase el Apartado 3.10) producidas por el volcán Haleakala de 3.055 metros de altitud permitieron a Schuur establecer una serie de seis parcelas experimentales a una altitud constante (1.300 metros) mientras que las precipitaciones medias anuales oscilaban sistemáticamente desde 2.200 mm/año (mésico) hasta más de 5.000 mm/año (húmedo) como función del aspecto relativo de los vientos alisios predominantes. Otros factores ambientales, como el régimen de temperatura, roca madre, edad del ecosistema, vegetación y relieve topográfico eran similares entre las parcelas, lo que permitió a Schuur centrarse en el papel de las precipitaciones en los procesos de los ecosistemas. La bóveda forestal de todas las parcelas de este gradiente fue dominada por los árboles perennifolios *Metrosideros polymorfa* (Myrtaceae) (Figura 1).

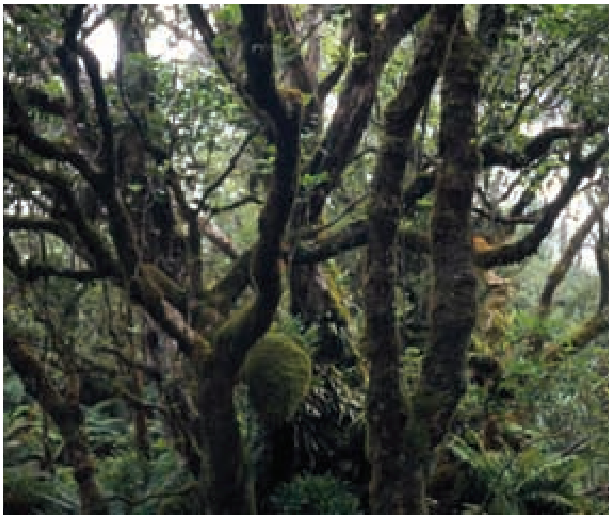


Figura 1 | Bosque típico de las Reservas Forestales de Makawao y Koolau.

Los experimentos iniciales diseñados para calcular la producción primaria neta aérea de cada localización revelaron un resultado inesperado. El modelo conceptual dominante (y empírico) de cómo la producción primaria neta se relaciona con la precipitación se muestra en el Capítulo 20 (Figura 20.12). La producción primaria neta aumenta cuanto mayor es la precipitación, y se estabiliza en condiciones de altas precipitaciones anuales, típicas en los húmedos trópicos. Lo que Ted Schuur encontró en los bosques de Maui, sin embargo, fue un patrón distinto, de disminución de producción primaria neta con el aumento de las precipitaciones anuales. La producción primaria neta aérea disminuyó a un factor de 2,2 a lo largo de la gradiente (1.000 g/m^2 a <500g/m^2).

¿Qué estaría ocurriendo? ¿Cómo podía el aumento de la precipitación dar una disminución de la producción del bosque? Las mediciones de la composición química de las hojas de árboles recolectadas en seis lugares de la ladera de la montaña aportaron algunas pistas. Dos características variaron sistemáticamente a lo largo del gradiente de lluvia. Mientras aumentaban las precipitaciones anuales en estas localizaciones la concentración de nitrógeno de las hojas disminuía y la concentración de lignina aumentaba. Es sabido que ambas características influyen en los procesos de descomposición y mineralización (véanse las Figuras 21.6 y 21.12). Esta evidencia apuntó a la posibilidad de que los cambios sistemáticos en las características vegetales a lo largo de este gradiente podrían haber producido la reducción de las tasas de descomposición y del ciclo de nutrientes, y haber limitado posteriormente la disponibilidad de nutrientes para la producción primaria neta.

Para poner a prueba esta hipótesis, Schuur llevó a cabo una serie de experimentos diseñados para examinar la forma en la que las características tanto de las plantas como de la localización (ambiente físico) influían en el proceso del ciclo de nutrientes a través de las seis localizaciones de análisis. La dinámica del carbono y del nitrógeno durante la descomposición fue examinada mediante experimentos de bolsas de hojarasca (véanse los Apartados 21.3 y 21.5). En cada experimento, cada muestra replicada (bolsas) fueron recolectadas en cada uno de los 5 intervalos de tiempo durante un período de 15 meses (1, 3, 5, 9, y 15 meses).

Los resultados de los experimentos de bolsas de hojarasca revelaron que la tasa de descomposición de las hojas disminuía a un valor de 6,4 a lo largo del gradiente de precipitación (Figura 2), mientras que la tasa de liberación de nitrógeno de

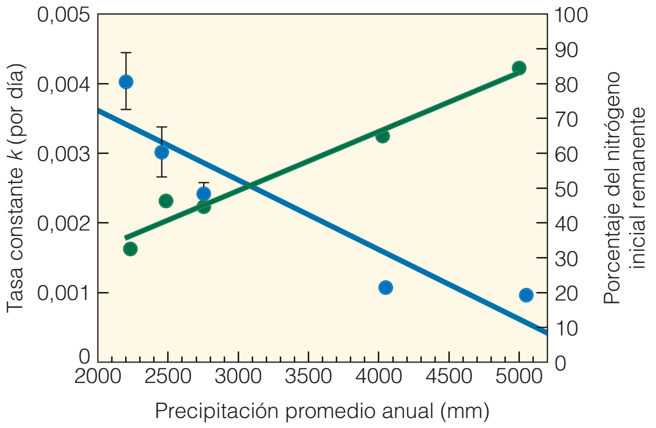


Figura 2 | Tasa de descomposición (*k*: círculos azules) y pérdida de nitrógeno (círculos verdes) como función de la lluvia en los seis lugares de análisis.

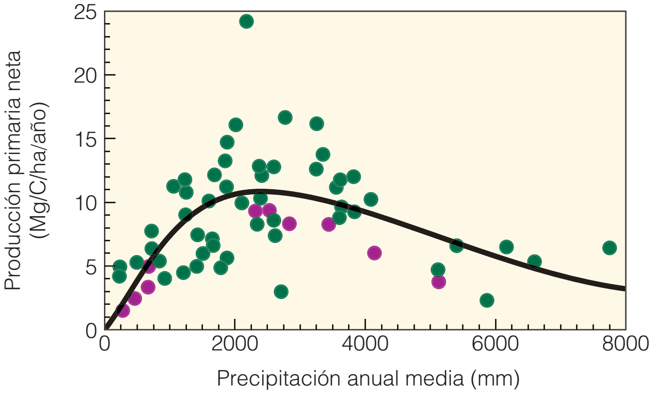


Figura 3 | Relación entre producción primaria neta y precipitación promedio anual. (Adaptado de Schuur 2003.)

la hojarasca en descomposición disminuyó a un valor de 2,2 a lo largo del gradiente (Figura 2). Estos resultados, por lo tanto, presentaron un cuadro de reducción de la descomposición y ciclo del nitrógeno a lo largo del gradiente de lluvias anuales.

Las diferencias en la tasa de liberación de nitrógeno por descomposición de la hojarasca se reflejaban en la disponibilidad de nitrógeno en el suelo. El nitrógeno del suelo (inorgánico) disponible disminuía con el incremento de las precipitaciones anuales de cada localización, como también disminuía la disponibilidad de oxígeno en el suelo.

Los resultados demostraron claramente que la reducción de la disponibilidad de nitrógeno era responsable de la disminución de la producción primaria neta a lo largo de la gradiente de lluvias. Pero, ¿qué factor (o factores) controlaba la tasa de ciclo de nutrientes en estos ecosistemas de bosques?

Lo que ocurre en estos bosques es que la tasa de descomposición de la hojarasca y la liberación de nitrógeno disminuyen su velocidad cuando aumenta la lluvia, aparentemente como resultado tanto de la disminución de la disponibilidad de oxígeno en el suelo como de la producción de hojarasca de baja calidad en los lugares más húmedos. Sin embargo, estos dos factores se encuentran interrelacionados. Como resultado de la alta precipitación, la baja cantidad de oxígeno del suelo reduce la tasa de descomposición y liberación de nitrógeno (mineralización). A su vez, la baja cantidad de nitrógeno del suelo produce potencialmente menores concentraciones de hojas y calidad de hojarasca, lo que a su vez disminuye aún más las tasas de descomposición (véase la Figura 21.15).

El trabajo de Schuur en los bosques de Maui tiene importantes consecuencias en el debate actual acerca de cómo influirá el cambio climático en los ecosistemas terrestres (véase el Capítulo 29). De acuerdo a los actuales modelos empíricos, la precipitación influye muy poco tanto en la producción primaria neta como en la descomposición en los ecosistemas húmedos tropicales (véase la Figura 20.2). Sin embargo, cuando esta relación se extiende a ambientes más húmedos en los trópicos utilizando la información de Schuur, surge una relación inversa (mostrada en la Figura 3). Dado que el bosque tropical es el bioma terrestre más amplio y representa un tercio de la producción primaria neta potencial terrestre, la naturaleza de esta relación es crucial para comprender cómo el cambio climático proyectado influirá en el balance de carbono mundial. ●

Bibliografía

Schuur, E. A. G. 2001. The effect of water on decomposition dynamics in mesic to wet Hawaiian montane forests. *Ecosystems* 4:259-73.

Schuur, E. A. G., and P. A. Matson. 2001. Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia* 128:431-42. Schuur, E. A. G. 2003.

Productivity and global climate revisited: The sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84:1165-70.

1. ¿Qué tipo de experimento podría llevar a cabo Schuur en la localización de su investigación en Hawai para determinar si la disponibilidad de nitrógeno en el suelo restringe la concentración de nutrientes de las hojas y posteriormente las tasas de producción primaria neta?

2. ¿Por qué las bajas concentraciones de oxígeno en el suelo reducen las tasas de descomposición?

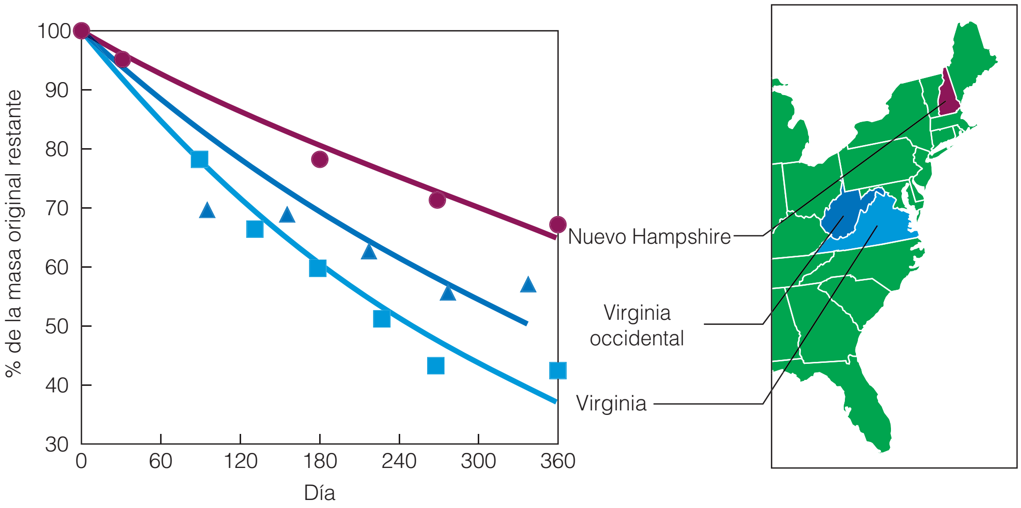


Figura 21.8 | La descomposición de la hojarasca del arce rojo en tres locaciones hacia el Este de Norteamérica; Nuevo Hampshire (círculos), Virginia Occidental (triángulos) y Virginia (cuadrados). La pérdida de masa a lo largo del tiempo fue estimada mediante experimentos de bolsas de hojarasca en cada localización. La disminución en la tasa de descomposición desde el Norte hacia el Sur es el resultado directo de los cambios de clima, principalmente del cambio de temperatura. (Adaptado de Melillo et al. 1982, New Hampshire; Mudrick et al. 2994, Virginia Occidental; Smith 2002, Virginia.)

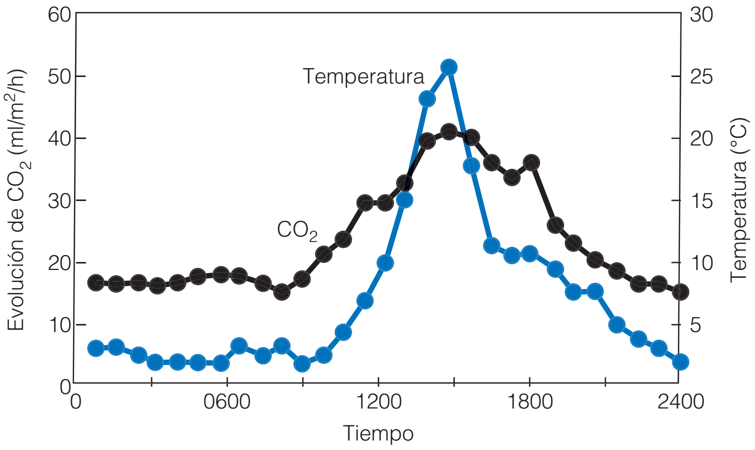


Figura 21.9 | Cambios diurnos en la temperatura del aire y en la descomposición en un bosque caducifolio templado. La tasa de descomposición se mide indirectamente mediante la liberación (evolución) del CO_2 de la hojarasca en descomposición en el suelo del bosque. La liberación de CO_2 es una medida de la respiración de los organismos descomponedores. (Adaptado de Whitkamp y Frank 1969.)

21.5 | Los nutrientes de la materia orgánica se mineralizan durante la descomposición

De la misma forma que varía la calidad de los componentes de carbono de la materia orgánica muerta como fuente de energía para los descomponedores microbianos, la calidad de nutrientes de la materia orgánica muerta también varía ampliamente. El macronutriente nitrógeno puede servir como ejemplo. La mayor parte del material de la hoja muerta tiene un contenido de nitrógeno en el rango de 0,5% a 1,5% (véase la Tabla 21.1). Cuanto mayor es el contenido de nitrógeno de la hoja muerta, mayor será el valor de los nutrientes para los microbios y hongos que se alimentan de la hoja.

A medida que la materia orgánica muerta se va consumiendo, los descomponedores microbianos (bacterias y hongos) transforman el nitrógeno y otros elementos contenidos en los compuestos orgánicos en formas inorgánicas (o minerales). Este proceso se denomina **mineralización**. Por ejemplo, la forma inorgánica del nitrógeno, el amonio, es un desecho del metabolismo microbiano. Los mismos descomponedores que son responsables de la mineralización también necesitan nitrógeno para su propio crecimiento y reproducción. Por lo tanto, siempre que se lleve a cabo la mineralización, la **inmovilización**, la absorción y asimilación de nitrógeno mineral por los descomponedores microbianos, ocurre en contraposición. Dado que ambos procesos, la mineralización y la inmovilización, ocurren a medida que los organismos descomponedores consumen la hojarasca, la tasa de suministro de los nutrientes minerales al suelo durante el proceso de descomposición, la **tasa de mineralización neta**, es la diferencia entre las tasas de mineralización y la de inmovilización.

Los cambios en el contenido de nutrientes de la hojarasca durante la descomposición se examinan típicamente de forma simultánea con los cambios en la masa y contenido de carbono en los experimentos de bolsas de hojarasca descritos en el Apartado 21.3. Como con la masa de hojarasca (véase la Figura 21.4) y el contenido de carbono (véase la Figura 21.5), el contenido de nitrógeno de la hojarasca que queda puede ser expresado como un porcentaje del contenido de nitrógeno de la masa de hojarasca original. Los cambios en el contenido de nitrógeno de la hojarasca durante la descomposición normalmente pasan por tres estados (Figura 21.10). Inicialmente, la cantidad de nitrógeno en la hojarasca disminuye a medida que los compuestos solubles de la hojarasca se disuelven en el agua. Este estado puede ser muy breve y, en ambientes terrestres, es dependiente de la humedad del suelo del entorno.

Tras el período inicial de la lixiviación, el contenido de nitrógeno normalmente aumenta a medida que los descomponedores microbianos inmovilizan al nitrógeno captado desde fuera de la hojarasca. Por esta razón, las concentraciones de nitrógeno pueden elevarse por encima del 100 por cien, excediendo el contenido de nitrógeno inicial en la hojarasca. Para comprender cómo puede ocurrir esto, en primer lugar recuerde nuestra explicación previa sobre la materia orgánica remanente en las bolsas de hojarasca, la que incluye no sólo a la hoja muerta original, sino también a los microorganismos vivos y muertos (véase la Figura 21.11). En segundo lugar, el contenido de nitrógeno de los hongos y las bacterias es considerablemente mayor que el del material de la planta de la cual se alimentan. La proporción de carbono-nitrógeno (C:N; gramos de carbono por gramo de nitrógeno) es un índice ampliamente utilizado para caracterizar el contenido de nitrógeno de distintos tejidos.

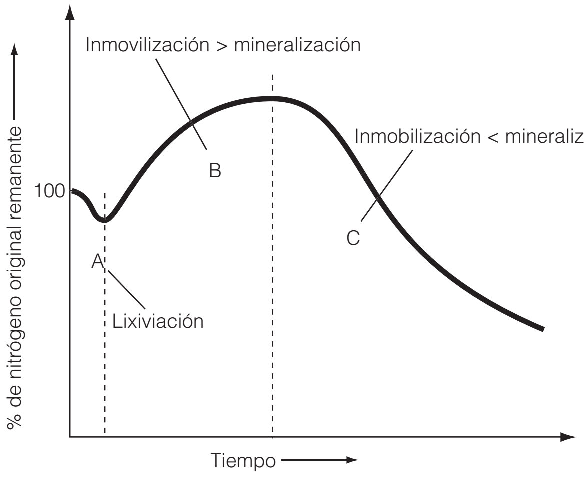


Figura 21.10 | Gráfico idealizado que demuestra los cambios en el contenido de nitrógeno de la hojarasca durante la descomposición. La fase inicial (A) corresponde a la lixiviación de compuestos solubles. El contenido de nitrógeno entonces aumenta por encima de las concentraciones iniciales (fase B) a medida que la tasa de inmovilización excede a la tasa de mineralización. A medida que la descomposición continúa, la tasa de mineralización del nitrógeno excede la tasa de inmovilización y existe una liberación neta de nitrógeno desde la hojarasca (fase C).

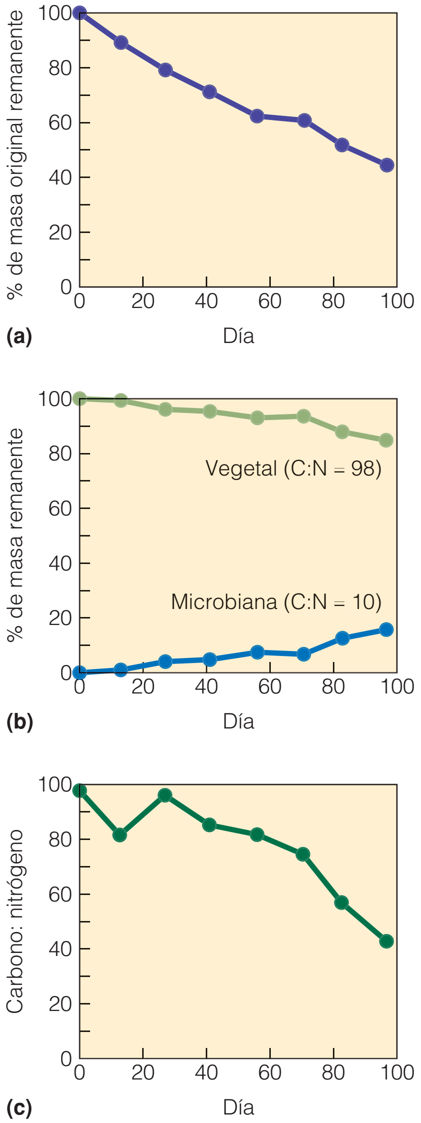


Figura 21.11 | Resultados de experimento de bolsas de hojarasca diseñado para examinar el cambio en la composición de centeno en un campo agrícola. **(a)** Pérdida de masa continuada a lo largo de los 100 días que duró el experimento. **(b)** La proporción de masa remanente en biomasa (viva y muerta) vegetal y microbiana (fúngica). **(c)** Dado que la proporción de carbono-nitrógeno (C:N) de la biomasa microbiana es mucho menor que la del remanente de la hojarasca, existe un patrón general de disminución en la proporción C:N durante la descomposición. (Adaptado de Beare et al. 1992.)

El C:N de la biomasa vegetal se sitúa normalmente dentro del intervalo de 60:1 a 15:1. A medida que se consume el material de la planta, y que el nitrógeno se inmoviliza para alcanzar las demandas metabólicas de los descomponedores, el C:N disminuye (Figura 21.11), y refleja la proporción variable de biomasa vegetal y microbiana remanente en la bolsa de hojarasca.

A medida que la descomposición se produce y la calidad del carbono disminuye (debido a una mayor fracción proporcional de lignina), la tasa de mineralización excede a la de la inmovilización, y existe una liberación neta de nitrógeno al suelo (o al agua).

El patrón presentado en la Figura 21.10 es ideal. El patrón real de la dinámica del nitrógeno durante la descomposición depende del contenido de nutrientes inicial de la hojarasca. Si el contenido de nitrógeno de la hojarasca es alto, la mineralización puede exceder a la tasa de inmovilización del comienzo de la descomposición y la concentración de nitrógeno de la hojarasca no aumentará más allá de la concentración inicial (Figura 21.12).

A pesar de que la discusión y los ejemplos presentados se centran en el nitrógeno, el mismo patrón de inmovilización y mineralización como función del contenido de nutrientes de la hojarasca también se aplica a todos los nutrientes esenciales (Figura 21.13). Como con el nitrógeno, el patrón de su dinámica exacto durante la descomposición es una función del contenido de nutrientes de la hojarasca y la demanda por el nutriente por parte de la población microbiana.

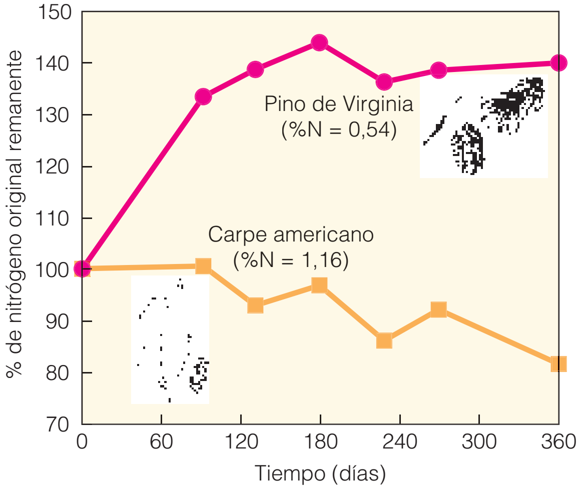


Figura 21.12 | Cambios en el contenido de nitrógeno de la hojarasca de dos especies de árboles que habitan en los bosques de Virginia central: carpe americano y pino de Virginia. El contenido de nitrógeno se expresa como el porcentaje de la masa original de nitrógeno remanente en diferentes momentos durante el primer año del experimento. Toda la información proviene de experimentos de bolsas de hojarasca. Advierta la diferencia entre las dos especies en el contenido de nitrógeno inicial de la hojarasca y las tasas posteriores de inmovilización. (Adaptado de Smith 2002.)

21.6 | La descomposición se produce en ambientes acuáticos

La descomposición en ecosistemas acuáticos sigue un patrón similar al de los ecosistemas terrestres pero con algunas diferencias importantes dado el ambiente acuoso. Como en los ambientes terrestres, la descomposición involucra lixiviación, fragmentación, colonización de partículas detríticas por bacterias y hongos y consumo por detritívoros y microbívoros. En ambientes costeros, la hojarasca vegetal permanentemente sumergida se descompone más rápidamente que aquella en la superficie de la marisma, porque son más accesibles a los detritívoros y porque el ambiente físico es estable y por lo tanto más favorable a los descomponedores microbianos (Figura 21.14).

En los ecosistemas de aguas corrientes, los hongos acuáticos colonizan hojas, ramas y otras materias. Un grupo de artrópodos acuáticos, denominados trituradores, fragmentan las estructuras orgánicas y en el proceso también ingieren bacterias y hongos en la superficie de la hojarasca (véase el Capítulo 23). Río abajo, otro grupo de invertebrados, los filtradores y recolectores, filtran del agua pequeñas partículas y materia fecal de los trituradores. Los herbívoros y rascadores se alimentan de algas, bacteria, hongos y materia orgánica recolectada situada sobre rocas (todo esto se verá en el Capítulo 23). Las algas absorben los nutrientes y la materia orgánica disuelta en el agua.

En aguas tranquilas y abiertas de lagos y lagunas, así como en el océano, los organismos muertos y otros materiales orgánicos, denominados materia orgánica particulada (MOP), son empujados por la corriente hacia el fondo. En este camino, la MOP es constantemente ingerida, digerida y mineralizada hasta que una gran parte de la materia orgánica se deposita en el fondo en la forma de compuestos húmicos (véase la parte relacionada con la formación de humus en el Capítulo 5). En parte, depende de la profundidad del agua a través de la cual las partículas caen. En aguas poco profundas, una gran parte puede llegar en paquetes relativamente grandes que luego son fragmentados y digeridos por detritívoros habitantes del fondo, tales como los cangrejos, caracoles o moluscos. Las bacterias trabajan sobre materia orgánica del fondo o bentónica. Las bacterias que viven en la superficie pueden llevar a cabo la respiración aerobia, pero, a unos pocos centímetros bajo la superficie del sedimento, la disponibilidad de oxígeno se agota. Bajo esta condición de anoxia, una variedad de bacterias capaces de llevar a cabo respiración anaerobia realizan la descomposición, la cual se produce a una velocidad mucho menor que en el ambiente aerobio de la superficie y de sedimentos poco profundos (véase la Figura 21.7).

La descomposición aerobia y la anaerobia del ambiente bentónica forman sólo una parte del proceso de descomposición. La materia orgánica disuelta (MOD) en la columna de

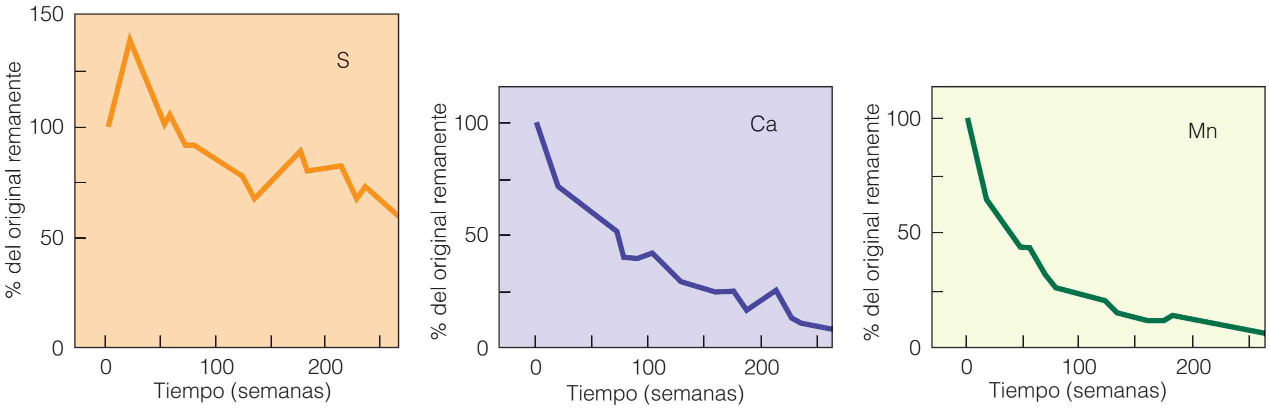


Figura 21.13 | Patrones de inmovilización y mineralización de azufre (S), calcio (Ca), y manganeso (Mn) en las acículas (hojas) en descomposición del pino escocés. Los resultados se han extraído de un experimento de bolsas de hojarasca realizado en un período de 5 años. (Adaptado de Staff y Berg 1982.)

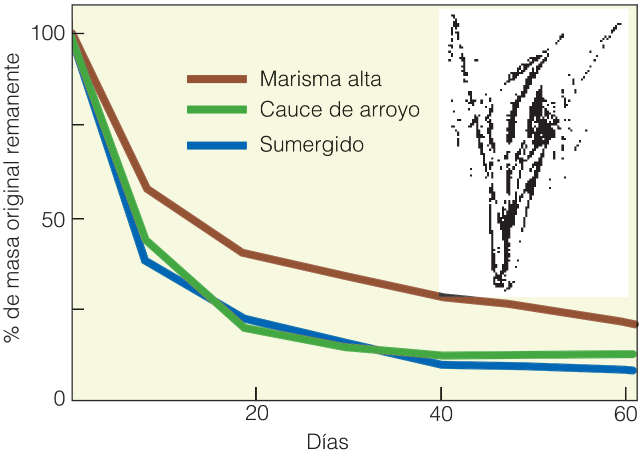


Figura 21.14 | Descomposición de hojas de la peltandra (*Peltandra virginica*) en una marisma mareal de agua dulce. La descomposición se mide como el porcentaje de la masa original remanente en bolsas de hojarasca bajo tres condiciones: marisma alta con inundaciones irregulares expuesta a períodos alternos de humedad y sequía, cauce de arroyo inundado dos veces al día (mareal), y permanentemente sumergido. Obsérvese que la hojarasca que se encuentra constantemente mojada (marisma alta) posee la tasa más alta de descomposición. (Adaptado de Odum y Haywood 1978.)

agua también proporciona una fuente de carbono fijo para la descomposición. Las principales fuentes de MOD son las macroalgas que flotan libremente, el fitoplancton y el zooplancton que habita en las aguas abiertas. El fitoplancton y otras algas excretan cantidades de materia orgánica en ciertas etapas de sus ciclos vitales, particularmente durante el crecimiento y la reproducción. Por ejemplo, durante la fotosíntesis, el alga marina *Fucus vesiculosus* produce una exudación alta en contenido de carbono. La materia exudada se escapa en forma de solución en lugar de ir hacia los descomponedores bacterianos. De hecho, el 30 por ciento del nitrógeno contenido en los cuerpos del zooplancton se pierde directamente en el agua. Una vez muertos, sus cuerpos se desintegran y se disuelven entre 15 y 30 minutos, demasiado rápido para que ocurra cualquier acción bacteriana. Esta materia orgánica disuelta se convierte posteriormente en un substrato para el crecimiento de las bacterias. Los ciliados (protozoos) y el zooplancton ingieren a las bacterias y a su vez excretan nutrientes en forma de exudaciones y pequeñas bolas de excremento en el agua. El zooplancton, en presencia de abundancia de alimento, consume más de lo que necesita y excreta la mitad o más de la materia ingerida en la forma de pequeñas bolas de excremento. Estas bolas representan una fracción importante de la materia orgánica en suspensión, lo que proporciona un substrato para la descomposición bacteriana.

21.7 | Los procesos clave de los ecosistemas influyen en la tasa de circulación de los nutrientes

Puede observarse en la Figura 21.1 que el ciclo interno de nutrientes a través del ecosistema depende de los procesos de producción primaria y descomposición. La productividad primaria determina la tasa de nutrientes transferidos de la forma inorgánica a la forma orgánica (absorción de nutrientes) y la descomposición determina la tasa de transformación de nutrientes orgánicos hacia la forma inorgánica (tasa neta de mineralización). Por lo tanto, las tasas a las que estos dos procesos ocurren influyen directamente en las tasas en las que los nutrientes circulan a través del ecosistema (véase Cuestiones de ecología: Fertilizantes de nitrógeno). Pero, ¿cómo interactúan estos dos procesos clave para limitar la tasa de circulación de los

Cuestiones de ecología | Fertilizantes de nitrógeno

En los ecosistemas naturales, existe un vínculo estrecho entre los procesos de producción primaria neta y la descomposición. La producción primaria neta determina la cantidad y la calidad de la materia orgánica disponible para la población de descomponedores. A su vez, los procesos de descomposición determinan la tasa de liberación de nutrientes en el suelo, limitando la absorción de la planta y la producción primaria neta. En la agricultura, este equilibrio se encuentra alterado. Las plantas y los nutrientes que contienen, son cosechadas, y la materia orgánica no vuelve a la superficie del suelo para pasar por los procesos de descomposición y mineralización. Como resultado, para mantener un abastecimiento adecuado de nutrientes en el suelo para una producción de cultivos continuada, se deben agregar suplementos nutritivos (fertilizantes).

Los fertilizantes naturales tales como el estiércol y los huesos de animales son conocidos desde la antigüedad, pero la comprensión de las necesidades específicas elementales de las plantas no surgió hasta mitades del siglo XIX, con el desarrollo del estudio moderno de las plantas, los suelos y las necesidades químicas para el crecimiento. Junto a ese conocimiento, llegó la primera producción de fertilizantes provenientes de compuestos químicos inorgánicos.

Los primeros estudios científicos establecieron tres elementos como necesarios en grandes cantidades para el crecimiento de las plantas: potasio (K), fósforo (P), y nitrógeno (N). Estos elementos fertilizantes inorgánicos estaban originalmente en yacimientos minerales. Desde mediados del siglo XIX y hasta la actualidad, se descubrieron varios yacimientos de rocas de fosfato y potasa (hidróxido de potasio; KOH) que proporcionaban fuentes adecuadas de los elementos fósforo y potasio. No fue el caso del nitrógeno. Una fuente de nitrógeno mineral, el salitre ($NaNO_3$), ubicado en yacimientos en Chile (Sudamérica), representaba más del 60 por ciento del abastecimiento mundial durante la mayor parte del siglo XIX. Aunque fueron descubiertas otras fuentes de nitrógeno periódicamente, estas normalmente se agotaban pasados unos pocos años. El amoníaco (NH_4^+) y los nitratos (NO_3^-) también se producían mediante la destilación del carbón y mediante subproductos industriales de otros procesos químicos; sin embargo, estas cantidades eran muy limitadas como para ser una fuente significativa de fertilizante de nitrógeno.

A medida que la población mundial aumentaba, la creciente demanda por alimentos fue acompañada por una creciente necesidad de fertilizantes. La utilización de fertilizantes con un alto contenido de nitrógeno proporcionaba un buen rendimiento de las cosechas, pero para finales del siglo XIX existía una preocupación creciente acerca del agotamiento de las fuentes de nitrógeno para su utilización como fertilizante. Lo que se necesitaban eran formas efectivas de explotación de la virtualmente infinita fuente de nitrógeno contenida en la atmósfera: el gas de nitrógeno (N_2).

A pesar de que la reacción entre el gas de nitrógeno y el gas de hidrógeno (H_2) para producir gas amoníaco (NH_3) era conocida desde hacía ya muchos años, el rendimiento era muy pequeño y la reacción era demasiado lenta. A principios del siglo XX, sin embargo, el químico físico Alemán Fritz Haber desarrolló el proceso de síntesis de amoníaco, el cual hizo que la producción de amoníaco fuera económicamente factible. Poco después, Carl Bosch, un químico industrial, trasladó el proceso desarrollado por Haber para la síntesis de amoníaco líquido a un proceso a gran escala mediante la utilización de un catalizador y de sistemas de alta presión. Hacia 1913, una planta química operaba ya en

nutrientes a través del ecosistema? La respuesta se encuentra en su interdependencia.

Por ejemplo, considere el ciclo del nitrógeno, un nutriente esencial para el crecimiento vegetal. La conexión directa entre disponibilidad de nitrógeno en el suelo, tasa de absorción de nitrógeno por raíces vegetales y las concentraciones resultantes de nitrógeno en las hojas fue presentada en el Capítulo 6 (véase la Figura 6.24). La tasa máxima de fotosíntesis se correlaciona fuertemente con las concentraciones de nitrógeno en las hojas (véase la Figura 6.16) porque ciertos compuestos que se encuentran directamente involucrados en la fotosíntesis (p.ej. el rubisco y la clorofila) contienen una gran parte del nitrógeno de la hoja. Así, la disponibilidad de nitrógeno en el suelo (sedimentos o agua en el caso de ecosistemas acuáticos) afectará directamente a la tasa de la productividad primaria del ecosistema a través de su influencia en la fotosíntesis y en la absorción del carbono.

Una baja disponibilidad de nitrógeno en el suelo reduce no sólo la producción primaria neta (la producción total de tejido vegetal) sino también la concentración de nitrógeno de los tejidos vegetales que son producidos (véase la Figu-

Alemania, y producía amoníaco mediante lo que ahora se conoce como el proceso Haber-Bosch.

En la década de los años 20, se construyeron las primeras plantas de producción de amoníaco basadas en el proceso Haber-Bosch en los Estados Unidos y en Europa, fuera de Alemania. En la década de 1920 hubo una consolidación general de pequeñas compañías químicas en empresas más grandes, las cuales parecían disponer de métodos cada vez más económicos y eficientes de producción de amoníaco. En la década de los 30, la agricultura norteamericana desarrolló métodos para la incorporación de amoníaco directamente en el suelo en forma de fertilizante. Además, se continuaban desarrollando mejores procesos para llevar a cabo la reacción química. Aunque el amoníaco de estas plantas era aún más caro para utilizar en fertilizantes que el de algunos que surgían a partir de los subproductos de otras reacciones, la llegada de la Segunda Guerra Mundial incrementó la demanda y permitió el surgimiento de métodos aún más económicos y eficientes.

El proceso Haber-Bosh ha cambiado la forma en la que se producen y se utilizan los fertilizantes de nitrógeno y fue una parte importante de la «Revolución Verde» del siglo XX. La utilización de amoníaco en el fertilizante lo ha transformado en el segundo químico más importante de los Estados Unidos. Es la fuente más importante de nitrógeno en los fertilizantes de hoy en día. Dado el crecimiento explosivo de la población mundial que ha ocurrido en el siglo pasado, la demanda de fertilizantes basados en nitrógeno ha crecido de forma exponencial y ha aumentado en más del 400 por ciento desde los años 40. Se estima que el contenido de nitrógeno de más de un tercio de las proteínas que se consumen en el mundo es producto del proceso Haber-Bosch.

La recompensa de alimentos que se produjo como resultado de la síntesis de fertilizantes de nitrógeno, sin embargo, no existió sin un costo medioambiental. Los nitratos contaminan el agua potable y, por medio de los residuos de las granjas, el nitrógeno termina en los arroyos y ríos y, finalmente, en los océanos. Eso altera las limitaciones normales de la productividad primaria que resulta del ciclo estacional de nitrógeno en estos ecosistemas (véase el Apartado 21.8), lo que lleva al crecimiento desproporcionado de algas. Este proceso se conoce como eutrofización (véase el Apartado 24.4). La alta cantidad de materia orgánica en el agua da como resultado el correspondiente aumento en la descomposición y respiración heterotrófica, lo que reduce drásticamente el contenido de oxígeno del agua. El resultado es una reducción en el número de otros organismos, particularmente peces, que no pueden sobrevivir bajo condiciones de baja concentración de oxígeno.

Casi un siglo después del desarrollo del proceso Haber-Bosch, en Junio de 2003, la Comisión Pew de investigación oceánica emitió su informe final al Congreso y a la nación. Entre las conclusiones presentadas en el informe, se encuentra que el fertilizante de nitrógeno se ha convertido en la mayor fuente de contaminación oceánica. La ingenuidad humana que desarrolló el proceso que nos permite alimentar a la población del mundo ahora se enfrenta a una tarea igualmente dificultosa; la reducción de su abundante producción y el uso de este elemento tan esencial para el crecimiento vegetal. ●

1. ¿En qué se diferencian los fertilizantes químicos, tales como el amoníaco y el nitrato, de los fertilizantes naturales, tales como el estiércol, el hueso animal o el abono?
2. Utilizando el gráfico de la Figura 21.1 como guía, represente los pasos que se dan en el ciclo de nutrientes (como el nitrógeno) en un ecosistema agrícola.

ra 6.24). Así, la disponibilidad reducida de nitrógeno en el suelo influye en el ingreso de materia orgánica muerta a la cadena trófica de los descomponedores (véase el Apartado 20.9) ya que reduce tanto la cantidad total de materia orgánica muerta producida, como su concentración de nutrientes. El efecto neto es un menor aporte de nitrógeno en la materia orgánica muerta.

Tanto la cantidad como la calidad de la materia orgánica muerta como fuente de alimento para los descomponedores influyen directamente en la tasa de descomposición y mineralización del nitrógeno (liberación de nutrientes). Las menores concentraciones de nutrientes en la materia orgánica muerta promueven la inmovilización de nutrientes desde el suelo y el agua para cubrir las demandas de nutrientes de la población de descomponedores (véase la Figura 21.12). Esta inmovilización reduce efectivamente la disponibilidad de nutrientes para las plantas (reduce la tasa de mineralización neta; véase el Apartado 21.5), afectando negativamente a la producción primaria.

Ahora es posible apreciar el sistema de retroalimentación que existe en el ciclo interno de los nutrientes dentro de un ecosistema (Figura 21.15). La disponibilidad reduci-

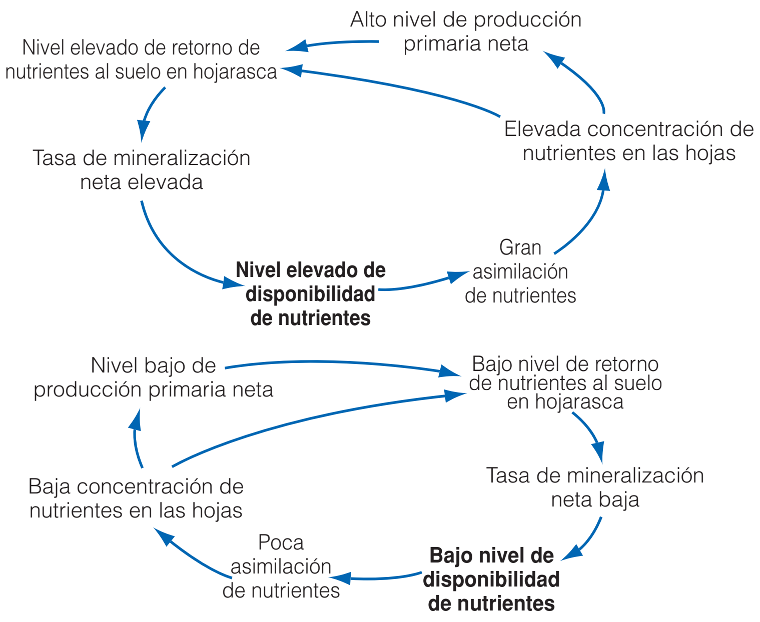

Alto nivel de producción primaria neta
Nivel elevado de retorno de nutrientes al suelo en hojarasca
Elevada concentración de nutrientes en las hojas
Tasa de mineralización neta elevada
Gran asimilación de nutrientes
Nivel elevado de disponibilidad de nutrientes
Nivel bajo de producción primaria neta
Bajo nivel de retorno de nutrientes al suelo en hojarasca
Baja concentración de nutrientes en las hojas
Tasa de mineralización neta baja
Poca asimilación de nutrientes
Bajo nivel de disponibilidad de nutrientes

Figura 21.15 | Retroalimentación que se produce entre la disponibilidad de nutrientes, la productividad primaria neta y la liberación de nutrientes en descomposición para condiciones iniciales de alta y baja disponibilidad de nutrientes. (Adaptación de Chapín 1980.)

da de nutrientes puede producir el efecto combinado de la reducción tanto de la concentración de nutrientes del tejido vegetal (principalmente tejido de las hojas) como la producción primaria neta. Esta reducción reduce la cantidad total de nutrientes devueltos al suelo en forma de materia orgánica muerta. La cantidad y la calidad reducida (concentración de nutrientes) de la materia orgánica que entra en la cadena trófica de los descomponedores aumenta la inmovilización y reduce la disponibilidad de nutrientes para la absorción por parte de las plantas. De hecho, una baja disponibilidad de nutrientes provoca a su vez una mayor bajada en la disponibilidad de nutrientes. De forma inversa, una alta disponibilidad de nutrientes fomenta altas concentraciones de tejido vegetal y una alta producción primaria neta. A su vez, la alta calidad y cantidad de materia orgánica muerta fomenta altas tasas de mineralización neta y el abastecimiento de nutrientes en el suelo.

La retroalimentación entre la calidad de la hojarasca, la circulación de nutrientes y la producción primaria neta se ilustra en el trabajo de John Pastor, de la Universidad de Minnesota. Pastor y sus colaboradores estudiaron la producción aérea y la circulación de nutrientes (nitrógeno y fósforo) en

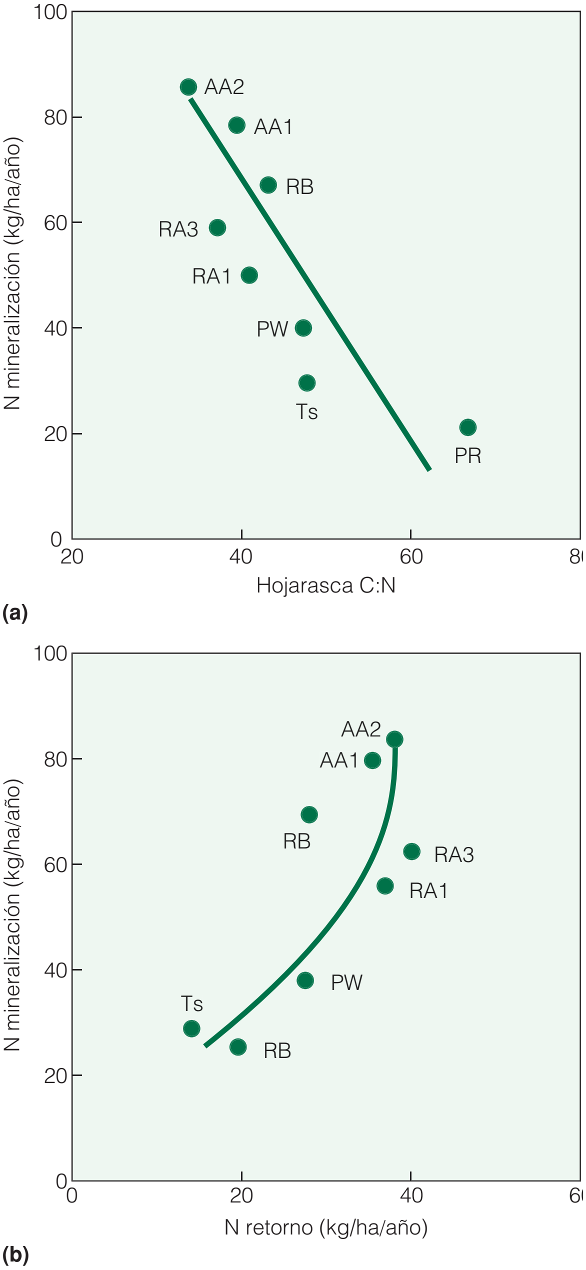


Figura 21.16 | Relación entre **(a)** la calidad de la hojarasca (C:N) y tasa de mineralización del nitrógeno (N disponibilidad) y **(b)** tasa de mineralización del nitrógeno y nitrógeno que retorna en la caída anual de la hojarasca en ecosistemas de bosque en Blackhawk Island, Wisconsin. Las abreviaturas se refieren a las especies de árboles dominantes en cada sitio: Ts, Tsuga; PR, pino rojo; RA, roble americano; RB, roble blanco; AA, arce azucarero; PW pino de Lord Wheymouth. (Adaptado de Pastor et al., 1984.)

una serie de bosques a lo largo de una gradiente de textura del suelo en Blackhawk Island, Wisconsin. Las especies de árboles que producían la hojarasca de mayor calidad (menor razón carbono-nitrógeno) dominaban los sitios que presentaban una mayor calidad de suelo (contenido de limo y arcilla); véase el Capítulo 5). La mejor calidad de la hojarasca daba como resultado una proporción más alta de mineralización de nutrientes (liberación) (Figura 21.16a). Las proporciones más altas de disponibilidad de nutrientes, a su vez, daban una proporción mayor de productividad primaria (véase la Figura 21.15) y de retorno de los nutrientes al caer la hojarasca (Figura 21.16b). El efecto neto fue el incremento de la proporción en la que los ciclos de nitrógeno y fósforo circulan en el bosque. Los cambios en la composición de las especies y en la calidad de la hojarasca a lo largo del gradiente del suelo estuvieron directamente relacionados con la influencia de la textura del suelo en la humedad disponible de la planta (véase el Apartado 5.7).

21.8 | La circulación de nutrientes de los ecosistemas terrestres difiere de la de los ecosistemas acuáticos de aguas abiertas

El proceso de circulación de los nutrientes es una característica fundamental de todos los ecosistemas y representa una relación directa (cíclica) entre la productividad neta primaria y la descomposición. Sin embargo, la naturaleza de esta relación varía entre los ecosistemas, particularmente entre los ecosistemas terrestres y los acuáticos.

En casi todos los ecosistemas existe una separación vertical entre las zonas de producción (fotosíntesis) y de descomposición (Figura 21.17). En los ecosistemas terrestres, las mismas plantas construyen un puente para salvar esta separación física entre la zona de descomposición en la superficie del suelo y la zona de productividad en la zona de las copas; las plantas existen físicamente en ambas zonas. Los sistemas de raíces proporcionan el acceso a los nutrientes disponibles en el suelo gracias a la descomposición, y el sistema vascular dentro de la planta transporta estos nutrientes a los sitios de producción (las copas).

En los ecosistemas acuáticos esto no siempre es así. En los ambientes de aguas superficiales de la costa, la vegetación emergente como la enea, la cordelera (*Spartina* spp.) y los juncos, están enraizados en los sedimentos. Aquí, como en los ecosistemas terrestres, las zonas de descomposición y producción están unidas directamente por las plantas. De la misma manera, la vegetación sumergida, como es el caso de las praderas marinas, está enraizada en los sedimentos, y las plantas se extienden hasta la columna de agua en la zona fótica (véase la Figura 24.16), la zona de aguas bajas en las que los niveles de luz mantienen una mayor productividad. Sin embargo, a medida que aumenta la profundidad del agua, la producción primaria está dominada por el fitoplancton que flota libremente en la parte superior del agua (zona fótica). Aquí existe una separación física entre las zonas de descomposición en los sedimentos del fondo, o zona bentónica, y el agua de la superficie, donde la temperatura y la disponibilidad de luz permiten la productividad primaria. Esta separación física entre las zonas donde los nutrientes se hacen disponibles a través de la descomposi-

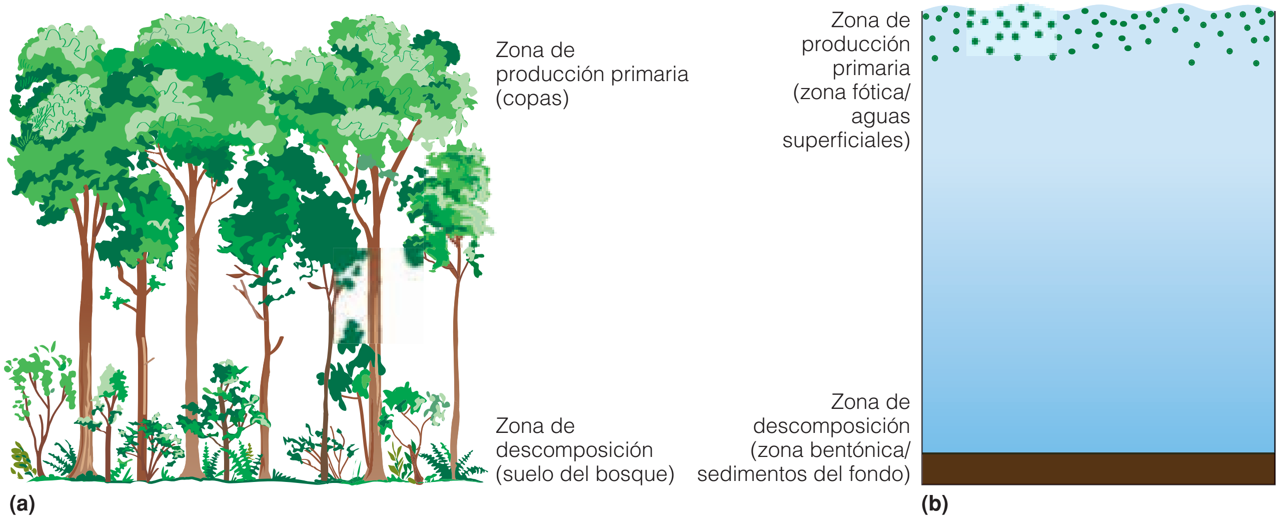


Figura 21.17 | Comparación entre las zonas verticales de producción y descomposición en **(a)** ecosistema terrestre (bosque) y **(b)** ecosistema de aguas abiertas (lago). Fíjese en que en los ecosistemas terrestres las dos zonas están unidas por la vegetación (árboles). Sin embargo, este no es el caso en el ecosistema del lago.

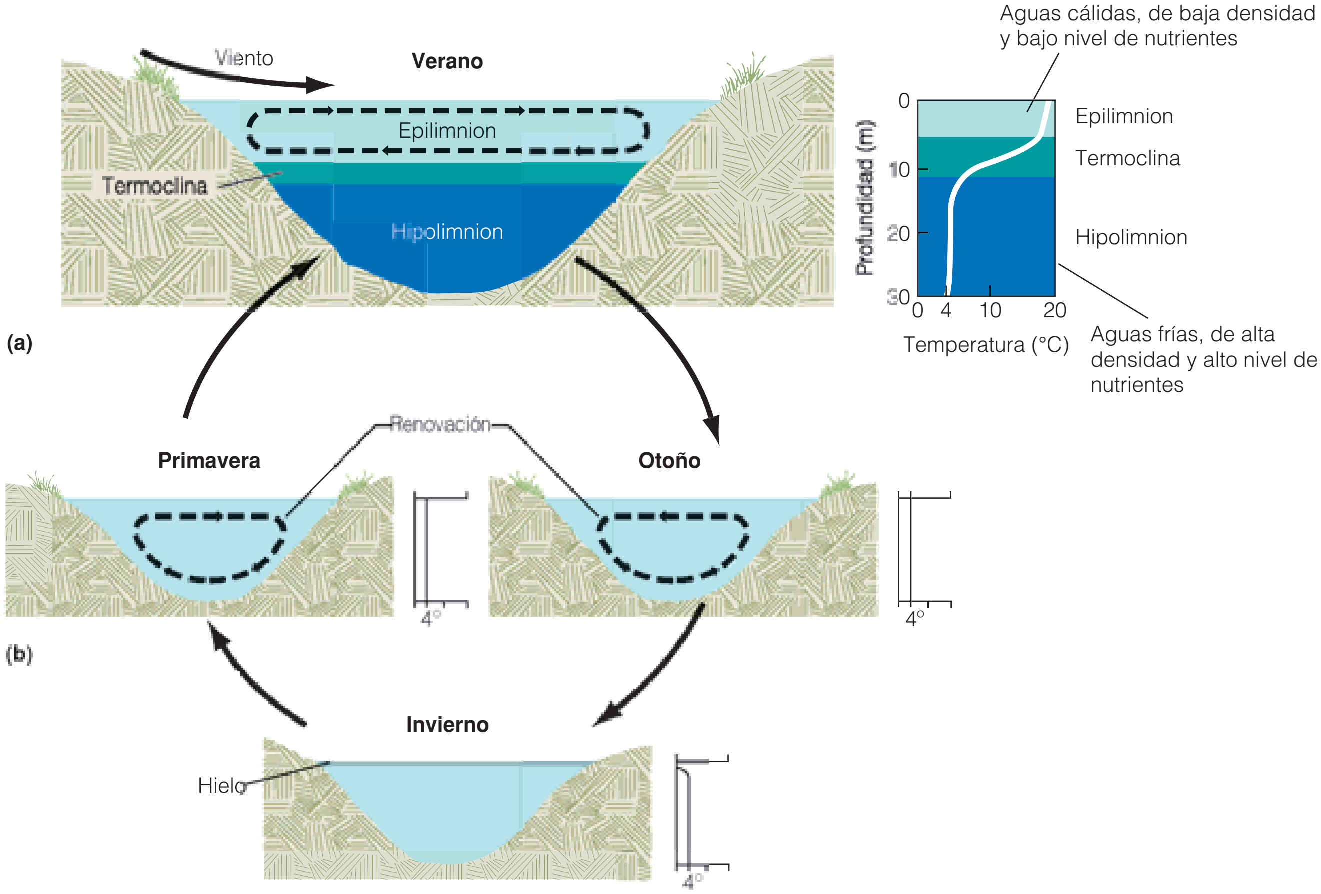


Figura 21.18 | Dinámica estacional en la estructura vertical de un ecosistema acuático de aguas abiertas en la zona templada. Las flechas lineales indican los cambios estacionales y las flechas punteadas muestran la circulación de las aguas. Los vientos mezclan las aguas dentro del epilimnion durante el verano **(a)**, pero la termoclina aísla esta mezcla en las aguas superficiales. Con la ruptura de la termoclina durante los meses de otoño y primavera, se produce la renovación, lo que posibilita que toda la columna de agua se mezcle **(b)**. Esta mezcla hace que los nutrientes en el hipolimnion sean traídos a las aguas superficiales.

ción y la zona de productividad, donde los nutrientes son necesarios para mantener la fotosíntesis y el desarrollo vegetal es el factor principal que controla la productividad de los ecosistemas de aguas abiertas (p. ej. en lagos y océanos).

Para comprender de qué modo los nutrientes son transportados verticalmente desde las aguas profundas a la superficie, donde las condiciones de temperatura y luz pueden mantener la productividad primaria, debemos examinar, en primer lugar, la estructura vertical del ambiente físico en los ecosistemas de aguas abiertas presentada en el Capítulo 4 (véase el Apartado 4.4). Como fue presentada brevemente en los Capítulos 4 y 16, la estructura vertical de los ecosistemas de aguas abiertas, tales como lagos u océanos, puede dividirse en tres zonas bien diferenciadas (Figura 21.18). El epilimnion, o aguas superficiales, es relativamente cálido como resultado de la intercepción de la radiación solar. Además, el contenido de oxígeno es relativamente elevado debido a la difusión del oxígeno de la atmósfera en la superficie del agua (véase el Apartado 4.6). Por el contrario, el hipolimnion o aguas profundas, es frío y relativamente pobre en oxígeno. La zona de transición entre la superficie y las aguas profundas se caracteriza por un abrupto gradiente de temperatura denominado termoclina. En efecto, la estructura vertical puede representarse como una capa de agua superficial cálida, de baja densidad sobre una capa de agua fría más densa, ambas separadas por una zona bastante delgada de termoclina. Esta estructura vertical y la separación física del epilimnion y el hipolimnion tienen una importante influencia en la distribución de los nutrientes y en los patrones subsiguientes de productividad primaria en los ecosistemas acuáticos. Las aguas profundas más frías donde se produce la descomposición son relativamente ricas en nutrientes, pero las condiciones de temperatura y luz no pueden mantener una productividad elevada. Por el contrario, las aguas superficiales son relativamente pobres en nutrientes; sin embargo, esta es la zona en las que las temperaturas y la luz pueden mantener una alta productividad.

Aunque los vientos que soplan sobre la superficie del agua causan una turbulencia que mezcla las aguas del epilimnion, esta mezcla no se extiende hacia las aguas más frías y profundas debido a la termoclina. A medida que el otoño y el invierno se aproximan en las zonas templadas y polares, la cantidad de radiación solar que alcanza la superficie del agua disminuye. A medida que la temperatura del agua del epilimnion se acerca a la del hipolimnion, la termoclina se destruye y se mezcla en el perfil (Figura 21.18). Si la superficie del agua se enfría más que las aguas profundas, comenzará a hundirse, desplazando las aguas profundas hacia arriba. Este proceso se denomina renovación. Con la desaparición de la termoclina y la mezcla de la columna de agua, los nutrientes son traídos hacia arriba, desde el fondo hacia las aguas superficiales. Con el comienzo de la primavera, el aumento en la temperatura y la luz en el epilimnio dan lugar a un pico en la productividad al tener una disponibilidad de los nutrientes incrementada en las aguas de superficie. A medida que avanzan la primavera y el verano, los nutrientes de las aguas de superficie se utilizan, reduciendo el contenido de nutrientes del agua y se produce la consiguiente disminución de la productividad. La circulación anual de productividad que resulta en estos ecosistemas (Figura 21.19) es una función directa de la dinámica de la termoclina y la conducta que resulta de la distribución vertical de los nutrientes.

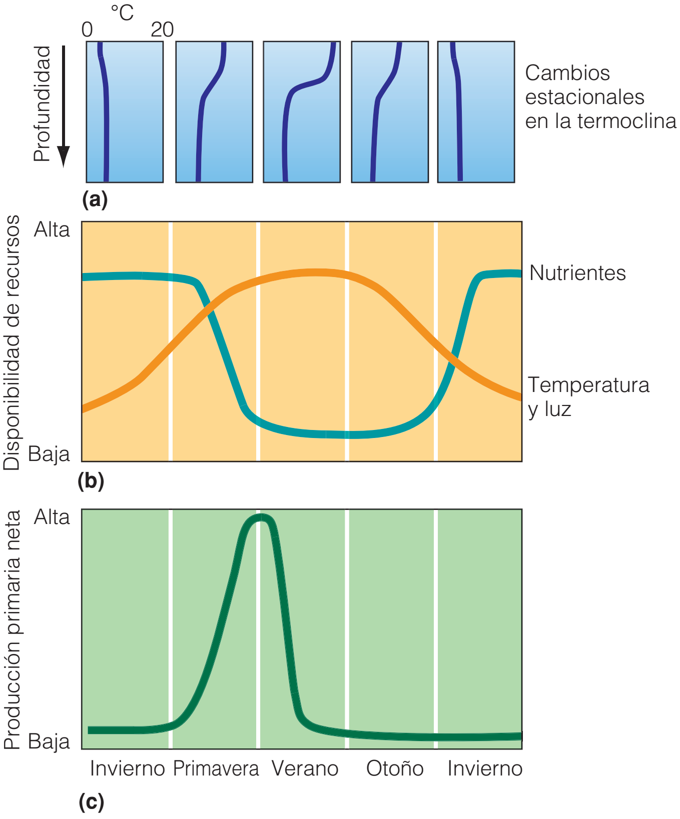


Figura 21.19 | Dinámica estacional de **(a)** la termoclina y los cambios asociados en **(b)** la disponibilidad de luz y nutrientes y **(c)** la producción primaria neta de las aguas superficiales.

21.9 | El flujo del agua influye en la circulación de nutrientes de ríos y arroyos

La entrada en forma de sustancia orgánica muerta desde los ecosistemas terrestres adyacentes (hojas y desechos de la madera), el agua de lluvia y las filtraciones de la superficie aportan nutrientes a los arroyos. Aunque la circulación interna de los nutrientes sigue las mismas vías generales que se han estudiado tanto para los ecosistemas terrestres como para los de aguas abiertas, (véase la Figura 21.1), el movimiento continuo y direccional del agua altera la naturaleza de la circulación de nutrientes en los ecosistemas de los arroyos. Jack Webster, de la Universidad de Georgia, fue el primero en advertir que, debido a que los nutrientes eran transportados continuamente corriente abajo, una espiral representa mejor que un ciclo la circulación de nutrientes. Él utilizó el término **espiralización de nutrientes** para describir este proceso.

Los nutrientes en los ecosistemas terrestres y de aguas abiertas se reciclan más o menos en el lugar. Un átomo de nutrientes pasa desde el suelo o la columna de agua a las plantas y los consumidores y vuelve al suelo en forma de materia orgánica muerta. Luego es reciclado dentro de la misma ubicación dentro del ecosistema, auque se produzcan pérdidas. La circulación fundamentalmente implica tiempo. El agua que fluye tiene un elemento adicional: un ciclo espacial. Los nutrientes en forma de materia orgánica son constantemente transportados corriente abajo. El modo en que esos materiales son transportados depende de la rapidez con la que el agua se mueva y de los medios físicos y biológicos que mantienen a los nutrientes en el lugar. La retención física implica el almacenamiento en restos de madera, como troncos y ramas, en desechos atrapados en las charcas detrás de los troncos y de las rocas, en los sedimentos y dentro de las zonas de vegetación acuática. La retención biológica se produce a través de la captación y el almacenamiento de los nutrientes en los tejidos animales y vegetales. Los procesos de recirculación, retención, y transporte corriente abajo pueden representarse como una espiral que yace horizontalmente (longitudinalmente) en una corriente (Figura 21.20). Un ciclo en la espiral es la captación de un átomo de nutriente, su paso a través de la cadena trófica y su retorno al agua, donde se encuentra disponible para su reutilización. La espiralización se mide como la distancia necesaria para completar un ciclo. Cuanto mayor sea

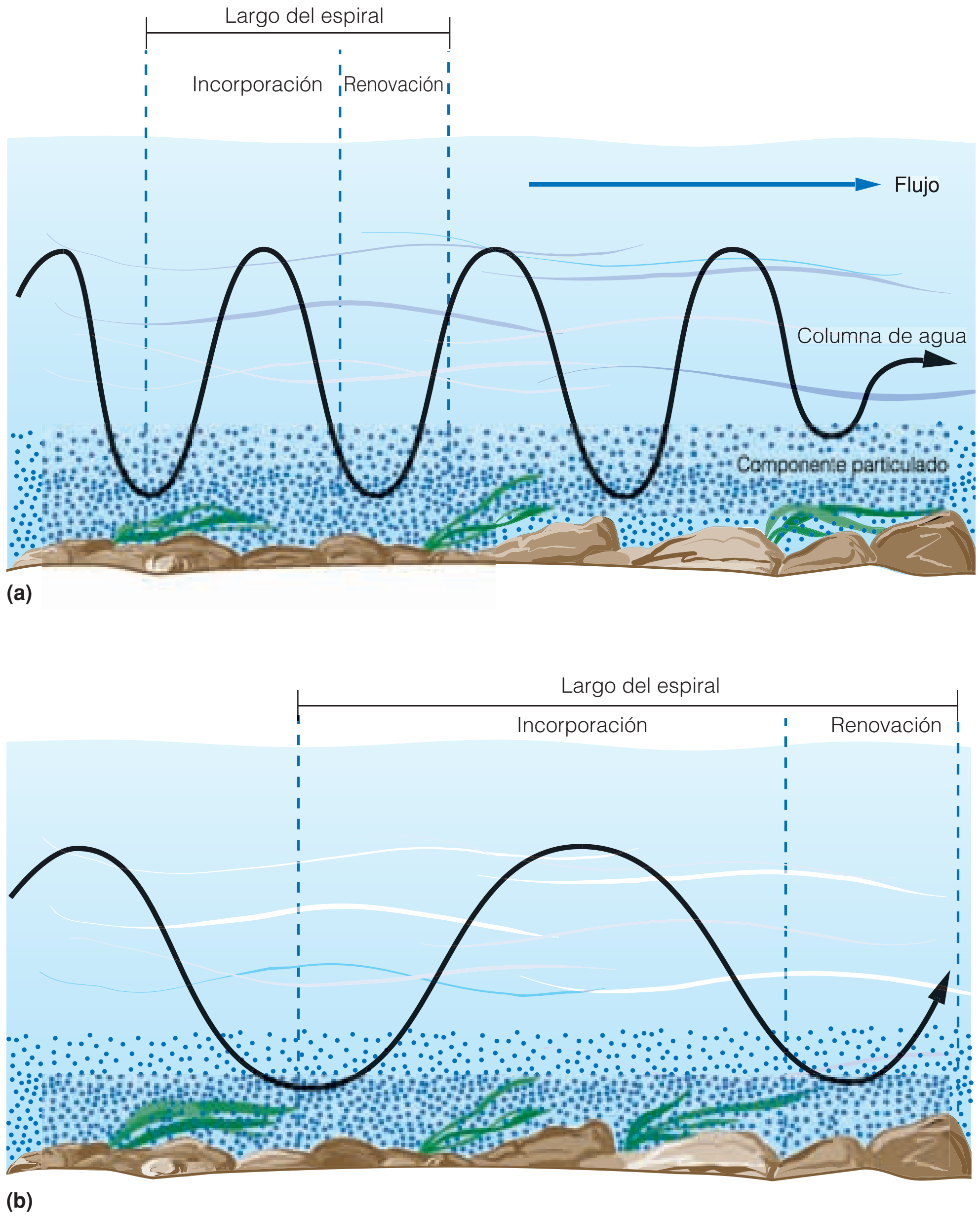


Figura 21.20 | Espiralización de nutrientes en un ecosistema de un arroyo entre la materia orgánica y la columna de agua. La incorporación y la renovación tienen lugar a medida que los nutrientes corren río abajo. Cuanto más cerrada es la espiralización, más tiempo permanecen los nutrientes en el lugar **(a)** espiralización cerrada; **(b)** espiralización abierta. (Adaptado de Newbold et al., 1982.)

la distancia requerida, más abierta será la espiral; cuanto menor sea la distancia, más apretada será la espiral. Si las hojas muertas y otros desechos se mantienen físicamente en el lugar la cantidad de tiempo suficiente como para permitir a los organismos procesar la materia orgánica, la espiral es apretada. Este tipo de retención física es especialmente importante en las corrientes de cabecera, las que pueden perder rápidamente la materia orgánica corriente abajo. Los organismos pueden funcionar tanto en espiral abierta como en espiral cerrada. Los organismos que trituran y fragmentan la materia orgánica pueden abrir la espiral facilitando el transporte de los materiales orgánicos corriente abajo. Otros organismos cierran la espiral al almacenar físicamente la sustancia orgánica muerta.

J. D. Newbold y sus colaboradores, en el Oak Ridge Nacional Laboratory en Tennesse, determinaron experimentalmente el modo en el que el fósforo se mueve rápidamente corriente abajo por pequeños arroyos de los bosques en la cuenca del Walter Branch. Ellos determinaron que el fósforo se mueve corriente abajo a una velocidad de 10,4 m por día y circula una vez cada 18,4 días. La distancia promedio de 1 ciclo (espiral) corriente abajo era de 190 m. En otras palabras, 1 átomo de fósforo completó 1 ciclo desde su salida del agua y vuelta de nuevo cada 190 m de media corriente abajo.

21.10 | Los ambientes terrestres y marinos influyen en la circulación de nutrientes de los ecosistemas costeros

Los ecosistemas costeros están entre los ambientes más productivos. Las aguas que provienen de la mayor parte de los arroyos y ríos finalmente acaban en los océanos; y el lugar donde estas aguas dulces se unen a las aguas saladas se denomina estuario (véase el Apartado 4.10). Los estuarios son partes semicerradas de la costa oceánica dónde el agua de mar se diluye y se mezcla parcialmente con el agua que viene desde la tierra. A medida que los ríos se encuentran con los océanos, la velocidad de la corriente disminuye, y los sedimentos se depositan a una corta distancia (que se denominan trampas de sedimentos). La acumulación de sedimentos crea planicies aluviales en el estuario, dando origen a los marjales y las marismas dominadas por las hierbas y los pequeños arbustos enraizados en el fango y en los sedimentos (véase el Capítulo 24 para las descripciones detalladas de estos ecosistemas). La circulación de nutrientes en estos ecosistemas difiere de la de los ecosistemas terrestres, de aguas abiertas y de los arroyos ya estudiados. En cierto modo, combina las características de cada uno de ellos. Al igual que los ecosistemas terrestres, las plantas dominantes están enraizadas en los sedimentos y, por lo tanto, funcionan uniendo las zonas de descomposición y de producción primaria. Las plantas sumergidas incorporan los nutrientes tanto de los sedimentos como directamente de la columna de agua. Al igual que en los arroyos y ríos, el flujo direccional (horizontal) del agua funciona transportando la materia orgánica (energía) y los nutrientes tanto hacia dentro como hacia fuera del ecosistema.

Los nutrientes son transportados hacia las marismas por precipitación, por la superficie del agua (arroyos y ríos) y por el agua subterránea. Además, la elevación y la caída de las profundidades de agua con los ciclos de las mareas sirven para limpiar las sales y otras toxinas de las marismas y para traer nutrientes desde las aguas costeras, un proceso denominado **subsidencia mareal**. También sirve para reemplazar las aguas con poca cantidad de oxígeno dentro de los sedimentos de la superficie con agua oxigenada.

La marisma es un sistema de detritos, con sólo una pequeña porción de producción primaria que es consumida por los herbívoros. Casi las tres cuartas partes de los detritos (materia orgánica muerta) producidos en el ecosistema de las marismas es destruido por las bacterias y los hongos. Casi el 50% del total de la productividad primaria neta se pierde a través de la respiración por los descomponedores microbianos. El bajo contenido de oxígeno de los sedimentos favorece la proliferación de bacterias anaerobias. Ellas pueden realizar sus funciones metabólicas sin oxígeno utilizando compuestos inorgánicos tales como sulfatos en vez de oxígeno en el proceso de fermentación (véase el Apartado 7.1).

Una importante porción (generalmente entre el 20 y el 45 por ciento) de la producción primaria neta de una marisma se exporta a los estuarios adyacentes. La naturaleza exacta de este intercambio es una función de la geomorfología de la cuenca (su forma y la naturaleza de la apertura hacia el mar) y la magnitud del flujo mareal y del agua dulce. Cada marisma difiere en apariencia en la forma en que el carbono y otros nutrientes se mueven a través de las redes tróficas, en la ruta que toman y en la cantidad de nutrientes que exportan. Algunas marismas dependen de los intercambios mareales e importan más de lo que exportan, mientras que otras exportan más de lo que importan. Una porción podrá exportarse al estuario en forma de nutrientes minerales o físicamente como detritos, bacterias, peces, cangrejos u otros organismos intermareales dentro de la red trófica. Aunque el agua que fluye entre los ríos y las marismas costeras transporta nutrientes minerales hacia el estuario, la producción primaria se regula más por la circulación de nutrientes internos que por fuentes externas. Esta circulación interna implica la liberación de nutrientes a través de la descomposición y mineralización dentro de los sedimentos del fondo, así como la excreción de nutrientes mineralizados por el zooplancton herbívoro.

Al igual que en las marismas mareales, los nutrientes y el oxígeno son transportados hacia el estuario por las mareas. Los estuarios típicos mantienen una «cuña de agua marina» que se introduce en el fondo, produciendo un flujo de superficie de agua dulce y un contraflujo de agua más salobre y pesada (véase la Figura 21.21). Estas capas están físicamente separadas por las variaciones en la densidad del agua que surgen tanto de la concentración de sal como de las diferencias en las temperaturas. La zona de mayor diferencia vertical en la densidad se denomina picnoclina, que en gran medida funciona como la termoclina en los ecosistemas lacustres. Las partículas vivas y muertas entran a través de la picnoclina en la contracorriente y son transportadas hacia dentro del estuario junto con su contenido de nutrientes, conservandolos y evitando que sean lavados hacia el mar.

El movimiento regular del agua dulce y el agua salada en el estuario, junto con la superficialidad y la turbulencia, generalmente permiten que se produzca una mezcla vertical suficiente. En los estuarios más profundos, puede formarse una termoclina durante los meses de verano. En este caso, el patrón estacional de la mezcla vertical y la circulación de nutrientes será similar al

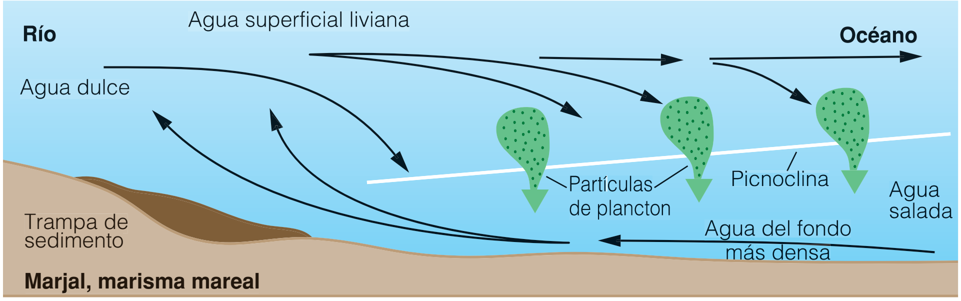


Figura 21.21 | La circulación del agua dulce y el agua salada en un estuario crea una trampa de nutrientes. Un cuña de agua marina que se introduce en el fondo produce un flujo superficial de agua dulce más ligera y una contracorriente de agua salobre más pesada. Estas capas están separadas físicamente por variaciones en la densidad del agua que surge tanto de la concentración de las sales como de las diferencias en la temperatura. La zona de máxima diferencia vertical en la densidad se denomina picnoclina, que funciona de manera similar a la termoclina de los ecosistemas lacustres. Las partículas vivas y muertas entran a través de la picnoclina en la contracorriente y son transportadas estuario arriba junto con sus contenidos de nutrientes, conservando los nutrientes dentro del estuario, sin ser arrojados al mar. (Adaptado de Correll 1978.)

patrón estudiado para los sistemas de aguas abiertas en el Apartado 21.8.

21.11 | Las corrientes oceánicas superficiales producen un transporte vertical de nutrientes

El patrón global de corrientes oceánicas superficiales presentado en el Capítulo 3 (Figura 3.14) influye en los de la temperatura del agua de superficie, en la productividad y en la circulación de nutrientes. El efecto de Coriolis dirige los patrones de las corrientes de superficie. Pero ¿a qué profundidad se extiende verticalmente este movimiento de agua en la columna de agua? En general, el flujo lateral está limitado a los 100 m superiores, pero en ciertas regiones, el movimiento lateral puede producir una circulación vertical o afloramiento de agua. Como se ha presentado en el Capítulo 4 (Apartado 4.9), a lo largo de los márgenes occidentales de los continentes, las corrientes de superficie fluyen a lo largo de la línea costera y hacia el Ecuador (véase la Figura 3.14). Al mismo tiempo, estas aguas superficiales son empujadas fuera de la costa por el efecto de Coriolis. El movimiento de las aguas superficiales desplazadas hacia el exterior de la costa hace que afloren aguas más profundas, más ricas en nutrientes que son transportadas verticalmente hacia la superficie (Figura 4.10). Las corrientes de superficie dan lugar a patrones similares de afloramiento en las aguas ecuatoriales. A medida que las dos corrientes ecuatoriales fluyen hacia el occidente, son desviadas hacia el Norte y a la derecha del Ecuador y hacia el Sur y a la izquierda del Ecuador. En el lugar que ocurre esto, el agua superficial se transporta verticalmente, trayendo aguas frías, ricas en nutrientes hacia la superficie (véase la Figura 4.10b). Estas regiones de aguas ricas en nutrientes son muy productivas (véase la Figura 20.10) y sustentan algunas de las más importantes regiones pesqueras del mundo.

Resumen

Circulación de nutrientes (21.1)

A medida que las plantas toman nutrientes del suelo o del agua, estos se incorporan a los tejidos vivos: forman la materia orgánica. A medida que los tejidos envejecen, la materia orgánica muerta retorna al suelo o a la superficie de sedimentos. Varios descomponedores transforman los nutrientes orgánicos en formas minerales y, una vez más, se tornan disponibles para ser captados por las plantas. A este proceso se le denomina circulación interna.

Los procesos de descomposición (21.2)

La descomposición es la desintegración de los enlaces químicos formados durante el proceso de construcción de los tejidos vegetales y animales. La descomposición implica un conjunto de procesos que incluyen la lixiviación, la fragmentación, la digestión y la excreción. Una función fundamental de los descomponedores es la liberación en forma inorgánica de los nutrientes unidos de forma orgánica. La amplia variedad de organismos involucrados en el proceso de descomposición se clasifican en grupos según su función y su tamaño. La microflora, que comprende bacterias y hongos, es el grupo más frecuentemente asociado a la descomposición. Las bacterias pueden agruparse en aerobias o anaerobias, según su requerimiento de oxígeno para llevar a cabo la respiración. Los detritívoros invertebrados se clasifican según su tamaño corporal. Los microbívoros se alimentan de bacterias y hongos.

Estudios de bolsas de hojarasca (21.3)

Los descomponedores captan su energía y la mayoría de sus nutrientes del consumo de compuestos orgánicos. Los ecólogos estudian este proceso diseñando experimentos que siguen la descomposición de los tejidos animales y vegetales muertos a lo largo del tiempo. El enfoque más ampliamente utilizado es el uso de bolsas de hojarasca. Una cantidad fija de materia orgánica muerta se coloca en bolsas de malla y la tasa de pérdida se sigue a lo largo del tiempo.

Factores que influyen en la descomposición (21.4)

Los descomponedores microbianos utilizan como fuente de energía los compuestos de carbono que obtienen de la materia orgánica muerta. Los diferentes compuestos de carbono difieren en su calidad como fuente de energía para los descomponedores. La glucosa y otros monosacáridos son fácilmente desintegrados y proporcionan una fuente de carbono de alta calidad. La celulosa y la hemicelulosa, los principales componentes de las paredes celulares, son intermedios en cuanto a calidad, mientras que las ligninas son de muy baja calidad y, por lo tanto, se descomponen más lentamente. Tanto el tipo de compuesto de carbono presente, como el contenido de nutrientes influyen en la calidad de la materia orgánica muerta como fuente de alimento para los descomponedores. El ambiente físico tiene una influencia directa tanto en los macro- como en los micro-descomponedores. Tanto la temperatura como la humedad influyen en gran medida en la actividad microbiana. Las bajas temperaturas y la sequía inhiben la actividad microbiana. Como resultado de todo ello, las tasas más elevadas de descomposición se producen bajo condiciones cálidas y húmedas. La influencia de la temperatura y la humedad en la actividad de los descomponedores da como resultado una variación geográfica de las tasas de descomposición que se relacionan directamente con el clima.

Mineralización de los nutrientes (21.5)

La calidad de la materia orgánica muerta varía en función de su contenido de nutrientes. A medida que los descomponedores microbianos desintegran la materia orgánica muerta, transforman los nutrientes de los compuestos orgánicos en formas inorgánicas. Este proceso se denomina mineralización de nutrientes. Los mismos organismos responsables de la mineralización vuelven a utilizar algunos de los nutrientes que han producido, incorporando los nutrientes inorgánicos en forma orgánica. Este proceso se denomina inmovilización de nutrientes. La diferencia entre las tasas de mineralización e inmovilización es la tasa de mineralización neta, que representa la liberación neta de nutrientes en el suelo o en el agua durante la descomposición. Las tasas relativas de mineralización e inmovilización durante la descomposición se relacionan con el contenido de nutrientes de la materia orgánica muerta que es consumida.

La descomposición en los ambientes acuáticos (21.6)

La descomposición en los ecosistemas acuáticos varía en función de la profundidad del agua y de la tasa de flujo. En las aguas corrientes (arroyos y ríos), un grupo especializado de detritívoros está involucrado en la desintegración de la hojarasca de las plantas que proviene de los ecosistemas terrestres adyacentes. En los ambientes de aguas abiertas, los organismos y otras sustancias orgánicas muertas denominados materia orgánica particulada (MOP) son arrastrados hacia el fondo. En su camino, la MOP es constantemente ingerida, digerida y mineralizada hasta que gran parte de la materia orgánica queda en forma de compuestos húmicos en el momento que alcanza los sedimentos del fondo. Las bacterias descomponen la materia orgánica en los sedimentos del fondo, utilizando la respiración aerobia o anaerobia, según el suministro de oxígeno. La materia orgánica disuelta (MOD) en la columna de agua, también proporciona una fuente de carbono para los descomponedores.

Tasa de circulación de nutrientes (21.7)

La tasa a la que circulan los nutrientes a través del ecosistema está directamente relacionada con las tasas de productividad primaria (asimilación de nutrientes) y la tasa de descomposición. Los factores ambientales que influyen en estos dos procesos afectarán la tasa a la que los nutrientes circulan a través del ecosistema.

Comparación entre los ecosistemas terrestres y acuáticos (21.8)

Típicamente, existe una separación vertical entre las zonas de producción primaria y de descomposición. En los ecosistemas terrestres y en los de aguas poco profundas, las plantas funcionan llenando ese espacio. En los sistemas de aguas abiertas existe una separación física entre estas zonas que limita la disponibilidad de nutrientes en las aguas de superficie. La termoclina funciona limitando los movimientos de nutrientes desde la zona del fondo que son frías (bentónica) hacia las aguas de superficie, cálidas. Durante el invierno, la termoclina se destruye y permite una mezcla en la columna de agua y el movimiento de los nutrientes hacia las aguas de superficie. Esta variación estacional de la termoclina y la mezcla de la columna de agua controlan los patrones estacionales de productividad en estos ecosistemas.

Ecosistemas de los arroyos (21.9)

El movimiento continuo y direccional del agua altera la naturaleza de la circulación de los nutrientes en los ecosistemas de los arroyos. Debido a que los nutrientes son continuamente transportados río abajo, la circulación de nutrientes se representa mejor en forma de espiral, más que como un ciclo. Un ciclo en la espiral consiste en la asimilación de un átomo de nutriente, su paso a través de la cadena trófica y su retorno al agua, donde queda disponible para una nueva utilización. La longitud de un ciclo concreto se relaciona con la tasa de flujo del arroyo y con los mecanismos físicos y biológicos disponibles para la retención de los nutrientes.

Ecosistemas costeros (21.10)

El agua de la mayor parte de los arroyos y ríos desemboca finalmente en los océanos, dando origen a los ecosistemas de los estuarios y marismas a lo largo del ambiente costero. Al igual que en los arroyos y en los ríos, el flujo direccional del agua actúa transportando tanto la materia orgánica como los nutrientes hacia el interior y el exterior de los ecosistemas. El aumento y la disminución de la profundidad del agua debidos al ciclo mareal sirven para lavar las sales y otras toxinas de las marismas y traer nutrientes desde las aguas costeras. El efecto combinado del movimiento hacia adentro (hacia la costa) del agua salada, junto con el flujo de agua dulce hacia fuera desarrolla una contracorriente que transporta tanto partículas vivas como muertas y los nutrientes que ellas contienen nuevamente hacia la línea costera. Este mecanismo actúa conservando nutrientes dentro de los ecosistemas del estuario y de las marismas.

Transporte vertical en los océanos (21.11)

El patrón global de las corrientes de superficie ocasiona el transporte de las aguas profundas, ricas en nutrientes hacia la superficie, en las regiones costeras. A medida que las corrientes de superficie mueven las aguas, alejándolas de los márgenes costeros occidentales, las aguas profundas se mueven hacia la superficie, transportando con ellas los nutrientes. Un patrón similar de afloramiento ocurre en las regiones ecuatoriales de los océanos, donde las corrientes de superficie se mueven desde el norte hacia el sur.

Preguntas de estudio

1. Defina descomposición. ¿Cuáles son los principales descomponedores microbianos del material vegetal y animal?
2. (a) ¿De qué modo el tipo de componentes del carbono presentes en la materia orgánica muerta influyen en su calidad como fuente de energía para los descomponedores? (b) ¿De qué modo la concentración de lignina influye en la descomposición de la hojarasca?
3. (a) Compare entre el proceso de mineralización y el de inmovilización. (b) ¿Qué supone un incremento en el contenido de nitrógeno de los tejidos vegetales en descomposición para las tasas relativas de mineralización e inmovilización?
4. Las especies de árboles que habitan en los bosques más alejados hacia la región Norte (bosques boreales) están caracterizados por una baja concentración de nitrógeno en sus hojas. ¿De qué modo podría influir este factor en el proceso de circulación del nitrógeno en estos bosques?
5. Compare la circulación de nutrientes en los ecosistemas terrestres con los de los ecosistemas acuáticos de aguas abiertas. ¿En qué consiste la extraordinaria diferencia?
6. ¿De qué modo los cambios en la termoclina influyen en los patrones estacionales de productividad neta primaria en los ecosistemas de lagos?
7. Observe de nuevo el mapa mundial de productividad primaria de los ecosistemas marinos de la Figura 20.10. Identifique las áreas de alta productividad en la región ecuatorial que podrían estar relacionadas con el proceso de afloramiento.
8. ¿De qué modo el flujo continuo y direccional del agua influye en la circulación de nutrientes en los ecosistemas de arroyos?
9. ¿Qué mecanismo actúa en la conservación de nutrientes en los ecosistemas de los estuarios?

Bibliografía adicional

Aber, J. D., and J. M. Melillo. 1991. *Terrestrial ecosystems*. Philadelphia: Saunders College Publishing.

Este texto ofrece una excelente introducción al tema de la circulación de los nutrientes en los ecosistemas terrestres.

Bertness, M. D. 1992. The ecology of a New England salt marsh. *American Scientist* 80:260-8.

Este trabajo presenta un interesante punto de vista de la circulación de nutrientes en estos importantes ecosistemas costeros.

Hooper, D. U., and P. M. Vitousek. 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68:121-49.

Aunque se trata de un trabajo técnico, aquí se presenta un buen ejemplo de la influencia de las características de las especies vegetales en el proceso colectivo de circulación de los nutrientes internos dentro de los ecosistemas terrestres.

Likens, G. E., and F. H. Bormann. 1995. *Biogeochemistry of a forest ecosystem*. 2nd ed. New York: Springer-Verlag.

Este texto, ya un clásico, proporciona un registro de 32 años de la estructura, la dinámica y la circulación de nutrientes del ecosistema de Hubbard Brook .

McNaughton, S. J., R. M. Ruess, and S. W. Seagle. 1988. Large mammals and process dynamics in African ecosystems. *BioScience* 38:794-800.

Ofrecen una interesante perspectiva del papel de los organismos consumidores en la circulación de los nutrientes en los ecosistemas de la sabana.

Newbold, J. D., J. W. Elwood, R. V. O'Neill, and A. L. Sheldon. 1983. Phosphorus dynamics in a woodland stream ecosystem: A study of nutrient spiraling. *Ecology* 64:1249-65.

Uno de los primeros estudios que ayudaron a cambiar la visión de los ecólogos con respecto a la circulación de los nutrientes en los ecosistemas de aguas corrientes.

Pastor, J., and S. D. Bridgham. 1999. Nutrient efficiency along nutrient availability gradients. *Oecologia* 118:50-8.

Este trabajo ofrece un excelente estudio de la variación de los procesos involucrados en la circulación de nutrientes a lo largo de una gradiente ambiental de disponibilidad de nutrientes.

Wagener, S. M., M. W. Oswood, and J. P. Schimel. 1998. Rivers and soils: Parallels in carbon and nutrient processing. *BioScience* 48:104-8.

Un estudio excelente de las similitudes y las diferencias en los procesos de descomposición y circulación de los nutrientes en los ecosistemas terrestres y de los arroyos.

Capítulo 22 | Ciclos biogeoquímicos

22.1 Existen dos tipos fundamentales de ciclos biogeoquímicos
22.2 Entrada de nutrientes en el ecosistema
22.3 La salida de nutrientes produce su pérdida en el ecosistema
22.4 Los ciclos biogeoquímicos pueden observarse desde una perspectiva global
22.5 El ciclo del carbono está estrechamente ligado al flujo de energía
22.6 El ciclo del carbono varía a lo largo del día y con las estaciones
22.7 El ciclo global del carbono implica intercambios entre la atmósfera, los océanos y la tierra
22.8 El ciclo del nitrógeno comienza con la fijación atmosférica del nitrógeno
22.9 El ciclo del fósforo no tiene reservas atmosféricas
22.10 El ciclo del azufre es sedimentario y gaseoso
22.11 El ciclo global del azufre no se comprende del todo
22.12 El ciclo del oxígeno se encuentra en gran medida bajo control biológico
22.13 Los diferentes ciclos biogeoquímicos están relacionados

En el capítulo anterior, hemos estudiado la circulación interna de nutrientes dentro del ecosistema, llevada a cabo por los procesos de la producción neta primaria y la descomposición. La circulación interna de nutrientes dentro del ecosistema se produce a través de los procesos biológicos. Pero no todas las transformaciones de elementos del ecosistema son realizados por los seres vivos. Muchas de las reacciones químicas que ocurren tienen lugar en los componentes abióticos del ecosistema: la atmósfera, el agua, el suelo y la roca madre. La erosión de la roca madre libera nutrientes minerales al suelo y al agua, y los deja a disposición de los vegetales, para que los absorban. La energía de los rayos produce pequeñas cantidades de amonio (NH_3) a partir de moléculas de nitrógeno y agua de la atmósfera, proporcionando una entrada de nitrógeno a los ecosistemas terrestres y acuáticos. Otros procesos, tales como la sedimentación de carbonato cálcico en los ambientes marinos (véase el Apartado 4.5) retiran parte de los elementos de los ciclos activos.

Cada elemento tiene sus peculiaridades, pero todos los nutrientes fluyen desde los componentes no vivos del ecosistema a los vivos y vuelven de nuevo a los elementos no vivos mediante una ruta más o menos cíclica conocida como **ciclo biogeoquímico** (de *bio* «viviente»; *geo* debido a las rocas y al suelo y *químico* por el proceso que implica). En este capítulo ampliaremos nuestra visión sobre el flujo de los nutrientes a través del ecosistema, partiendo de lo ya estudiado sobre la circulación interna, dominada por los procesos biológicos de absorción y descomposición, incluyendo una selección más amplia de los procesos bióticos y abióticos, y examinaremos en detalle algunos de los ciclos biogeoquímicos más importantes.

22.1 | Existen dos tipos fundamentales de ciclos biogeoquímicos

Existen dos tipos básicos de ciclos biogeoquímicos: los gaseosos y los sedimentarios. Esta clasificación se basa en la fuente principal de entrada de nutrientes al ecosistema. En los ciclos gaseosos, las reservas principales de nutrientes (véase Cuantificando la ecología: La cuantificación de los ciclos biogeoquímicos: reservas y flujos; Cuadro 22.1) son la atmósfera y los océanos. Por esta razón, los ciclos gaseosos son claramente globales. Los gases más importantes para la vida son el nitrógeno, el oxígeno y el dióxido de carbono. Estos tres gases en cantidades estables del 78, 21 y 0,03 por ciento, respectivamente, son los componentes dominantes de la atmósfera terrestre.

En los ciclos sedimentarios, el reservorio principal es el suelo, las rocas y los minerales. Los elementos minerales que son necesarios para los organismos vivos provienen inicialmente de estas fuentes inorgánicas. Las formas disponibles son las sales disueltas en el agua del suelo o en lagos, arroyos y mares. El ciclo mineral varía de un elemento a otro, pero consiste principalmente en dos fases: la fase rocosa y la fase de solución salina. Las sales minerales provienen directamente de la corteza terrestre a través de la erosión (véase el Apartado 5.4). Una vez disueltas se introducen en el ciclo del agua. Con ella, se mueven a través del suelo hacia los arroyos y lagos y finalmente llegan hasta los mares, donde se quedan por tiempo indefinido. Otras sales vuelven a la corteza terrestre a través de la sedimentación. Se incorporan como depósitos de sal, limo y piedra caliza. Cuando vuelven a erosionarse se incorporan, de nuevo, al ciclo.

Existen muchos tipos diferentes de ciclos sedimentarios. Algunos como el ciclo del azufre son híbridos entre el gaseoso y el sedimentario porque tienen reservas importantes no sólo en la corteza terrestre sino también en la atmósfera. Otros ciclos, como el del fósforo, no tienen reservas gaseosas significativas; el elemento se libera de las rocas y se deposita tanto en los sedimentos superficiales como en los fondos marinos.

Tanto los ciclos sedimentarios como los gaseosos constan de procesos biológicos y no biológicos; ambos son conducidos por el flujo de energía a través del ecosistema; y ambos están unidos al ciclo del agua (véase el Apartado 4.1). El agua es el medio a través del cual los elementos y otros materiales se movilizan dentro del ecosistema. Sin el ciclo del agua, los ciclos biogeoquímicos cesarían.

Aunque los ciclos biogeoquímicos de los diferentes nutrientes esenciales necesarios para los autótrofos y heterótrofos difieren en algunos detalles, desde la perspectiva del ecosistema todos los ciclos biogeoquímicos poseen una estructura en común, y comparten tres componentes básicos: entradas, circulación interna y salidas (Figura 22.1).

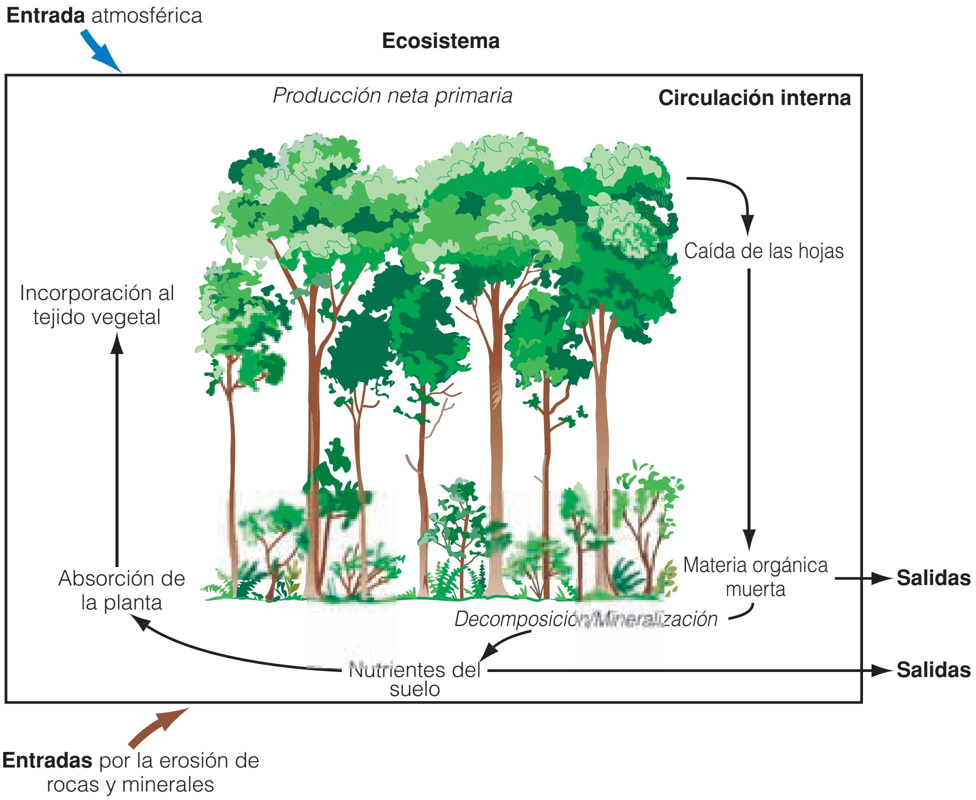


Figura 22.1 | Una representación generalizada del ciclo biogeoquímico de un ecosistema. Los tres componentes más comunes de las entradas, la circulación interna y las salidas se muestran en negrita.

Cuantificando la ecología 22.1 | La cuantificación de los ciclos biogeoquímicos: reservas y flujos

Para cuantificar los movimientos de los nutrientes biológicamente importantes a través del ambiente, tanto en un ecosistema como a escala global, es necesario definir los diferentes compartimientos en los que hay nutrientes y la naturaleza de los cambios entre esos compartimentos. Los compartimentos representan un espacio definido dentro del ambiente y pueden definirse como dependientes, específicamente o en líneas generales, de la escala y objetivo del estudio. Por ejemplo, para representar el flujo de energía a través del ecosistema, hemos utilizado dos aproximaciones diferentes para definir los compartimentos. En el análisis de las redes tróficas (Capítulos 16 y 17), cada especie dentro de la comunidad representa un compartimiento, mientras que en la discusión de flujos de energía del Capítulo 20, las diferentes especies se agregan en niveles tróficos, de forma que todas las especies que se alimentan en el mismo nivel de la red trófica (número de uniones con especies basales) se agrupan en un único compartimiento. Asimismo, en la representación del movimiento de los nutrientes a través del ambiente, podremos constituir el(los) compartimiento(s) de las plantas en el ecosistema forestal en términos de diferentes formas de crecimiento vegetal (árboles, arbustos y herbáceas), tipos de tejido (hojas, tallos y raíces), o como un solo compartimiento de autótrofos.

Cada compartimiento contiene una determinada cantidad o reserva de nutrientes. Como ejemplo, en la Figura 1 se representa una representación simple del ciclo del calcio (Ca) en un ecosistema forestal. El bosque está representado sólo por tres compartimentos: suelo, plantas y materia orgánica muerta. Una variedad de procesos producen un intercambio de nutrientes entre esos tres reservorios. Estos intercambios, o flujos, entre los compartimentos están representados por flechas en la Figura 1. El flujo entre el suelo y el compartimiento de las plantas representa la absorción e incorporación de calcio inorgánico del suelo a los tejidos vegetales. El flujo entre las plantas y la materia orgánica muerta representa el retorno del calcio del tejido vegetal en senectud, debido a la caída de las hojas mientras que el flujo entre los vegetales y el suelo representan las pérdidas de calcio de las plantas hacia el suelo. El flujo entre la materia orgánica y el suelo representan la mineralización neta de calcio en el proceso de descomposición. La tasa de movimiento de los nutrientes entre dos com-

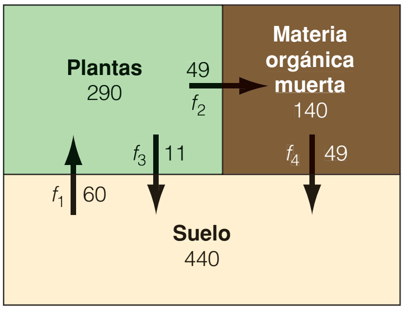


Figura 1 | La representación simple del ciclo del calcio a través de un ecosistema forestal. El ecosistema está representado por tres compartimentos: plantas, suelo y materia orgánica muerta. El tamaño de la reserva para cada compartimiento está en unidades de kg/ha. El flujo está representado por flechas que unen los distintos compartimentos, en unidades de kg/ha/año. Los procesos representados por los diferentes flujos son los siguientes: f_1, absorción de la planta; f_2, caída de hojas; f_3 filtraciones de las plantas; f_4 mineralización neta durante la descomposición.

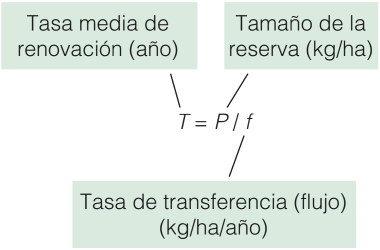
22.2 | Entrada de nutrientes en el ecosistema

La entrada de los nutrientes al ecosistema depende del tipo de ciclo biogeoquímico. Los nutrientes de ciclos gaseosos, como el carbono y el nitrógeno, ingresan al ecosistema a través de la atmósfera. Por el contrario, los nutrientes como el calcio y el fósforo tienen ciclos sedimentarios, con entradas que dependen de la meteorización de las rocas y los minerales (véase el Apartado 5.4). El proceso de formación del suelo y las características del suelo resultante tienen una influencia importante en los procesos que implican la liberación y la retención de nutrientes (véase el Capítulo 5).

La lluvia, la nieve, las corrientes de aire y los animales aportan nutrientes suplementarios al suelo. Las precipitaciones proporcionan cantidades apreciables de nutrientes, formando lo que se conoce por **deposición húmeda**. Algunos de esos nutrientes, como las pequeñas partículas de polvo de calcio y de sales marinas, forman el núcleo de las gotas de lluvia; otros son lavados de la atmósfera cuando cae la lluvia. Algunos nutrientes llegan a través de partículas transportadas por el aire y aerosoles, proceso denominado colectivamente **deposición seca**. Entre el 70 y el 90 por ciento de la lluvia que timentos se denomina **flujo o tasa de transferencia**, que se mide como la cantidad de nutrientes que pasa de un reservorio al otro por unidad de tiempo. Juntos, los reservorios y la tasa de flujo definen la circulación de nutrientes.

La dinámica de cualquier comportamiento dentro de la circulación de nutrientes se define por los flujos hacia dentro (entradas) y hacia fuera (salidas) del mismo. Si el valor combinado de las entradas excede al valor combinado de las salidas, se incrementará el tamaño de su reserva de nutrientes. De manera inversa, si el valor de las entradas al compartimiento es menor que el de las salidas, el tamaño de la reserva se irá reduciendo. Si el valor de entradas y salidas son iguales, el tamaño de la reserva permanece constante; una condición que se denomina estado estacionario. La representación simple del ciclo del calcio en un ecosistema forestal de la Figura 1 representa un estado estacionario, donde las entradas y las salidas de cada componente son iguales.

Las distintas figuras del capítulo 22 que representan los ciclos biogeoquímicos más importantes están representadas con la forma general de la Figura 1; como una serie de compartimentos (atmósfera, océanos, sedimentos, ecosistemas terrestres, etc.) unidos por flujos que representan los procesos bióticos y abióticos. Bajo las condiciones de estado estacionario, los valores fijos del tamaño del reservorio y la tasa de flujo dan la falsa impresión de un sistema estático más que de un ciclo dinámico, pero las moléculas de los diferentes nutrientes están en un estado de flujo constante, y viajan a través de de los distintos compartimentos como resultado de una amplia variedad de procesos biológicos y físicos estudiados en el texto. ¿Cuánto tiempo permanece una molécula de calcio, nitrógeno o fósforo en un compartimiento determinado? Este valor, denominado **tasa de renovación**, puede calcularse fácilmente a partir del tamaño de la reserva y de las tasas de transferencia bajo condiciones de estado estacionario (donde las entradas igualan a las salidas).


Tasa media de renovación (año)
Tamaño de la reserva (kg/ha)
T = P / f
Tasa de transferencia (flujo) (kg/ha/año)

Por ejemplo, en la representación simple del ciclo del calcio en un ecosistema forestal presentado en la Figura 1, el tamaño de la reserva (*P*) de calcio en la materia orgánica muerta es de 140 g/ha. Debido a que el ciclo del calcio está en estado estacionario (las entradas igualan a las salidas), el flujo (*f*) es igual a 60 kg/ha/año. La tasa de renovación resultante (*T*) es de de 140/60, o 2,3 años aproximadamente. ●

1. Calcule el promedio de tiempo de renovación del calcio en el suelo. ¿En qué difiere del valor calculado para la materia orgánica muerta?
2. Identifique todas las reservas y flujos del diagrama de ciclo global del carbono representado en la Figura 22.5. ¿Se encuentra la reserva atmosférica del carbono en estado estacionario?

cae sobre la bóveda forestal alcanza el suelo forestal. Cuando gotea a través de las copas (pluviolavado) y baja por el tallo (flujo caulicar) el agua de lluvia recoge y transporta los nutrientes depositados en forma de polvo en las hojas y tallos, junto con los nutrientes disueltos. Por lo tanto, el agua de lluvia que alcanza el suelo forestal es más rica en calcio, sodio, potasio y otros nutrientes que la lluvia que cae al mismo tiempo en el espacio libre. Las fuentes más importantes de nutrientes para la vida acuática son las entradas que provienen de las tierras de los alrededores en forma de agua de drenaje, detritos y sedimentos, y de las precipitaciones. Los sistemas acuáticos de aguas corrientes (arroyos y ríos) son altamente dependientes de las entradas constantes de materia orgánica muerta que proviene de las cuencas hidrográficas a través de las cuales fluyen (véanse los Capítulos 23 y 24).

22.3 | La salida de nutrientes produce su pérdida en el ecosistema

La exportación de nutrientes del ecosistema representa una pérdida que debe compensarse con las entradas para que no se produzca una reducción neta. La exportación puede suceder de diversas maneras, según la naturaleza del ciclo biogeoquímico específico. El carbono se exporta hacia la atmósfera en forma de CO_2 a través del proceso de respiración de todos los organismos vivos (véase la introducción a la Tercera parte). Asimismo, los diferentes procesos microbianos y vegetales dan como resultado la transformación de nutrientes a una fase gaseosa que puede transportarse por lo tanto desde el ecosistema hacia la atmósfera. Ejemplos de estos procesos se verán en los siguientes apartados, en los que se examinan algunos ciclos biogeoquímicos concretos.

El transporte de nutrientes del ecosistema puede también producirse en forma de materia orgánica. La materia orgánica de las cuencas forestales puede transportarse desde el ecosistema a través del flujo de agua superficial en arroyos y ríos. Las entradas de carbono orgánico desde los ecosistemas terrestres constituyen la mayor entrada de energía a los ecosistemas fluviales (véase el Capítulo 24). La materia orgánica puede también transferirse entre ecosistemas a través de los herbívoros. El alce americano que se alimenta de plantas acuáticas puede transportar y depositar nutrientes en los ecosistemas terrestres adyacentes en forma de excrementos. De manera inversa, los hipopótamos (*Hippopotamus amphibius*) se alimentan de noche de la vegetación herbácea adyacente a la zona acuática en la que habitan. Grandes cantidades de nutrientes se transportan por lo tanto en forma de heces y otros desperdicios al agua.

Aunque el transporte de materia orgánica puede representar una pérdida significativa de nutrientes en un ecosistema, la materia orgánica juega un papel clave en el reciclado de nutrientes porque previene las pérdidas rápidas del sistema. Grandes cantidades de nutrientes están estrechamente ligados a la estructura de la materia orgánica; no estarán disponibles hasta ser liberadas por la actividad de los descomponedores. Algunos nutrientes se disuelven del suelo y son transportados fuera del ecosistema por el drenaje de las aguas subterráneas hacia los arroyos. Esas pérdidas pueden ser equilibradas por las entradas al ecosistema, debidos a la mineralización de las rocas y los minerales (véase el Capítulo 5).

Cantidades considerables de nutrientes se extraen permanentemente de los ecosistemas cuando se cosechan, especialmente con los cultivos y las talas, eliminando directamente la biomasa del ecosistema. En dichos ecosistemas, estas pérdidas deben ser reemplazadas mediante la aplicación de fertilizantes; de otra manera, el ecosistema se vería empobrecido. Además de los nutrientes eliminados directamente por la extracción de la biomasa, la tala puede dar también como resultado la salida de nutrientes del ecosistema debido a la alteración de los procesos involucrados en la circulación interna (véase el Capítulo 27).

Dependiendo de su intensidad, los incendios eliminan la vegetación y convierten la biomasa y la materia orgánica del suelo en cenizas (véase el Capítulo 19 para un estudio más profundo sobre los incendios). Además de la pérdida de nutrientes a través de la volatilización y las partículas aerotransportadas, la adición de cenizas modifica las propiedades biológicas y químicas del suelo. Muchos nutrientes se vuelven más rápidamente disponibles y el nitrógeno de la ceniza se mineraliza rápidamente. Si no son absorbidos por la vegetación durante la recuperación, los nutrientes del ecosistema pueden perderse por disolución y erosión. La escorrentía aumenta después de un incendio debido a la disminución de la demanda de agua para la transpiración. La alta disponibilidad de los nutrientes en el suelo junto con el aumento de la escorrentía puede llevar a grandes pérdidas de nutrientes del ecosistema.

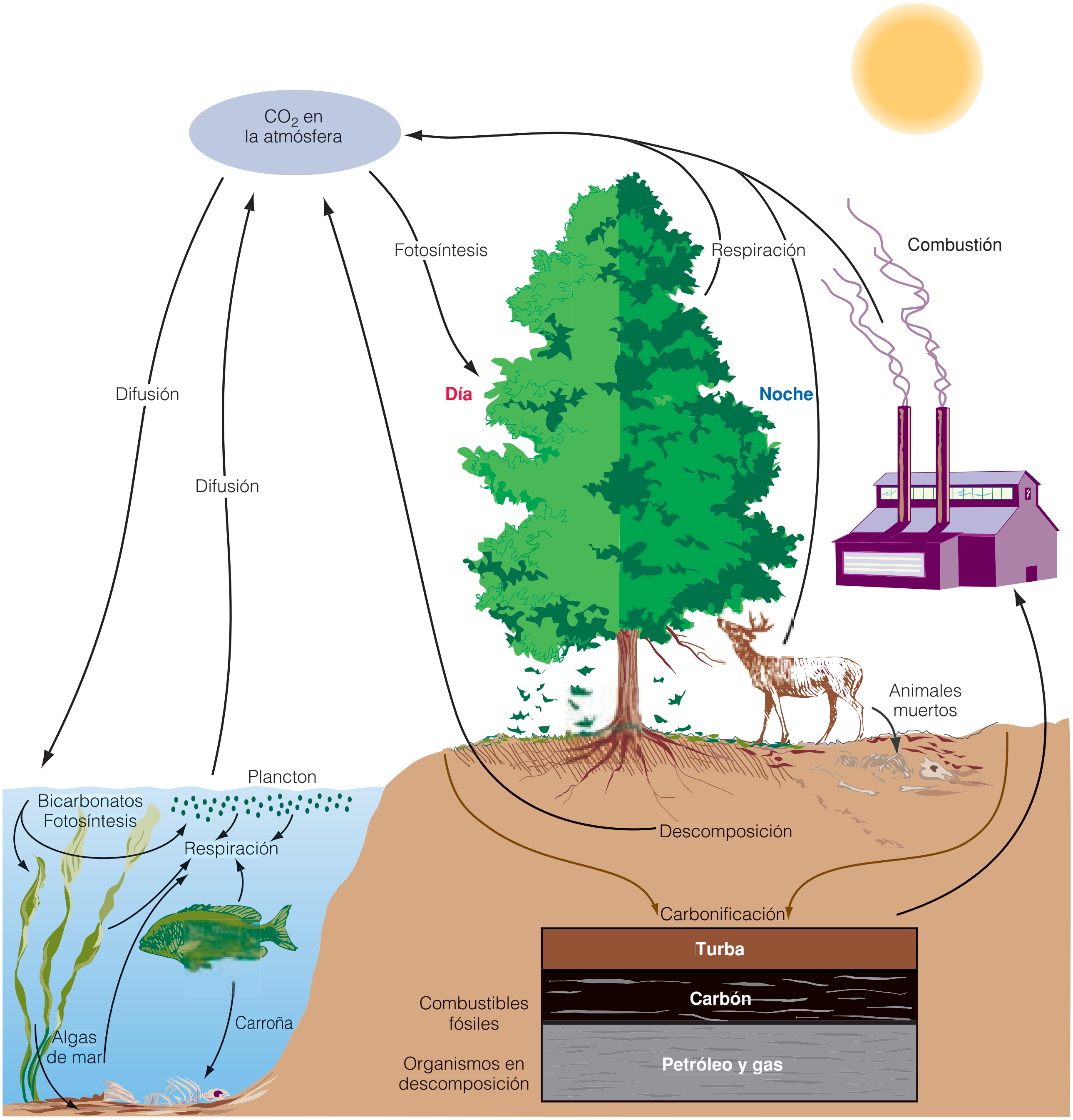
22.4 | Los ciclos biogeoquímicos pueden observarse desde una perspectiva global

La circulación de nutrientes y energía sucede dentro de todos los ecosistemas y es estudiada normalmente como un proceso local; esto es, la circulación interna de nutrientes dentro del ecosistema y la identificación de las transferencias, tanto hacia el ecosistema (entradas) como desde él (salidas). A través de esos procesos de intercambio, los ciclos biogeoquímicos de los diferentes ecosistemas están relacionados entre sí. A menudo, la salida de uno de los ecosistemas representa la entrada en otro, como es el caso de la exportación de nutrientes desde los ecosistemas terrestres a los acuáticos. Los procesos de intercambio de nutrientes entre ecosistemas hacen que sea necesaria la visualización de los ciclos biogeoquímicos desde un marco espacial mucho más amplio que el de un sólo ecosistema. Esto es especialmente cierto en aquellos nutrientes que tienen un ciclo gaseoso. Debido a que las reservas principales de esos nutrientes, la atmósfera y el océano, poseen patrones de circulación marcadamente globales. En los siguientes apartados, estudiaremos los ciclos del carbono, nitrógeno, fósforo, azufre y oxígeno, y examinaremos los procesos específicos involucrados en sus movimientos a través del ecosistema. Luego expandiremos nuestro modelo de ciclos biogeoquímicos para ofrecer un marco para la comprensión de los ciclos globales de esos elementos, los cuales son fundamentales para la vida.

22.5 | El ciclo del carbono está estrechamente ligado al flujo de energía

El carbono es un constituyente básico de todos los compuestos orgánicos y está involucrado en la fijación de la energía a través de la fotosíntesis (véase el Capítulo 6). Está tan estrechamente unido al flujo de energía que los dos son inseparables. De hecho, normalmente expresamos la productividad del ecosistema en términos de gramos de carbono fijados por metro cuadrado por año (véase el Apartado 20.1).

La fuente de carbono, tanto en los organismos vivientes como en los depósitos fósiles, es el dióxido de carbono (CO_2) de la atmósfera y de las aguas de la Tierra. La fotosíntesis extrae el CO_2 del aire y del agua hacia los componentes vivos del ecosistema. Cuando la energía fluye a través de la cadena trófica de los herbívoros, también el carbono pasa hacia los herbívoros y luego hacia los carnívoros. Los productores y consumidores primarios liberan de nuevo el carbono hacia la atmósfera en forma de CO_2 con la respiración. El carbono de los tejidos vegetales y animales se dirige finalmente hacia los reservorios de la materia orgánica muerta. Los descomponedores lo liberan hacia la atmósfera a través de la respiración. La Figura 22.2 muestra el ciclo del carbono a través de un ecosistema terrestre. La diferencia entre



CO_2 en la atmósfera
Combustión
Fotosíntesis
Respiración
Difusión
Difusión
Día
Noche
Animales muertos
Plancton
Bicarbonatos
Fotosíntesis
Respiración
Descomposición
Carbonificación
Turba
Carbón
Combustibles fósiles
Petróleo y gas
Organismos en descomposición
Carroña
Algas de mar

Figura 22.2 | El ciclo del carbono tiene lugar tanto en los ecosistemas terrestres como en los acuáticos.

la cantidad de carbono absorbida por las plantas en la fotosíntesis y la liberada por la respiración es la producción primaria neta (en unidades de carbono). La diferencia entre la cantidad de carbono que se absorbe en la fotosíntesis y la pérdida de carbono debida a la respiración autótrofa y heterótrofa es la **producción neta del ecosistema**.

Un número de procesos, particularmente la producción primaria y la descomposición, determinan la velocidad a la cual el carbono circula a través del ecosistema. Ambos procesos están influidos, en gran medida, por condiciones ambientales tales como la temperatura y las precipitaciones (véase el Apartado 19.3). En los ecosistemas cálidos y húmedos como las selvas tropicales, la producción y descomposición son altas y el carbono circula rápidamente a través del ecosistema. En los ecosistemas fríos y secos, el proceso es más lento. En los ecosistemas cuyas temperaturas son muy bajas, la descomposición es muy lenta, y la materia orgánica muerta se acumula (véase el Capítulo 23). En los pantanos y marismas, donde la materia muerta cae en el agua, la materia orgánica no se descompone por completo. Almacenado como humus puro o turba (véase el Capítulo 25), el carbono circula muy lentamente. A través de las eras geológicas, esta acumulación de materia orgánica parcialmente descompuesta de los pantanos y las marismas ha formado combustibles fósiles (petróleo, carbón y gas natural).

Una circulación similar ocurre en los ambientes marinos y de agua dulce (véase la Figura 22.2). El fitoplancton utiliza el dióxido de carbono que se difunde en las capas más superficiales de agua o está presente en forma de carbonatos y los convierte en tejido vegetal. El carbono pasa después de los productores primarios a la cadena trófica acuática. El dióxido de carbono producido a través de la respiración puede ser reutilizado o reintroducido en la atmósfera por difusión desde la superficie del agua hacia el aire (véase el Apartado 4.7 para más información sobre el estudio del dióxido de carbono —sistema de carbonatos en los ecosistemas acuáticos).

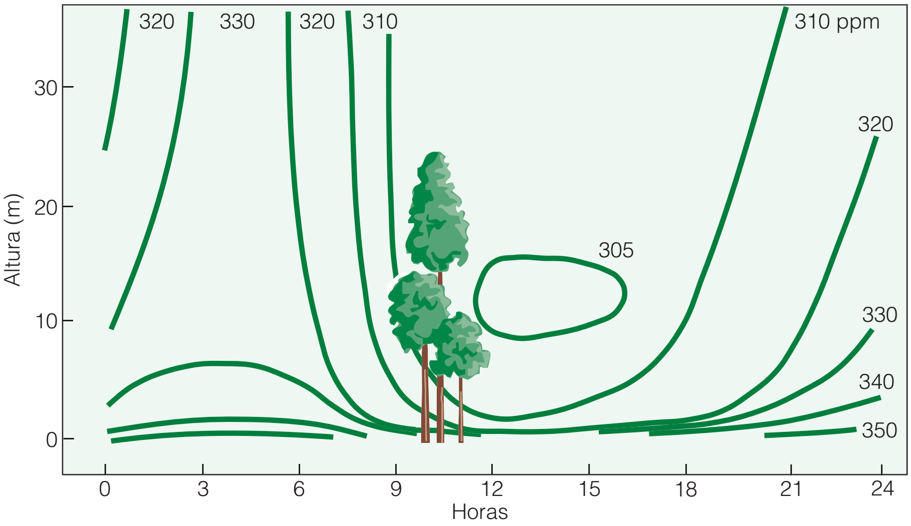
Pueden encontrarse porciones significativas de carbono en forma de carbonatos en los cuerpos de moluscos y foraminíferos e incorporadas en sus exoesqueletos (conchas, etc.). Algunos de esos carbonatos se vuelven a disolver en el agua y algunos se entierran bajo el fango a distintas profundidades cuando el organismo muere. Aislado de la actividad biótica, este carbono se elimina de la circulación. Incorporado a los sedimentos más bajos, a través de las eras geológicas puede aparecen en arrecifes de coral y en rocas de piedra caliza.

22.6 | El ciclo del carbono varía a lo largo del día y con las estaciones

Si se midiera la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera encima de un bosque y en su interior en un día de verano, se descubriría su fluctuación a lo largo del día (Figura 22.3). Cuando hay luz y comienza la fotosíntesis, las plantas empiezan a extraer dióxido de carbono del aire y su concentración disminuye bruscamente. Por la tarde, cuando la temperatura aumenta y la humedad relativa decrece, la tasa de fotosíntesis disminuye y la concentración de dióxido de carbono en el aire que rodea la bóveda del bosque aumenta. Cuando cae el sol, la fotosíntesis se para (ya no se extrae dióxido de carbono de la atmósfera), aumenta la respiración y la concentración atmosférica de dióxido de carbono aumenta bruscamente. Una fluctuación diurna similar ocurre en los ecosistemas acuáticos.

Asimismo, hay una fluctuación estacional en la producción y utilización del dióxido de carbono relacionado tanto con la temperatura como con las estaciones de crecimiento y letargo (Figura 22.4). Con la llegada de la

Figura 22.3 | El flujo diario de CO_2 en un bosque, las líneas definen los gradientes de concentración. Fíjese en el nivel constantemente alto del CO_2 en el suelo forestal, debido a la respiración microbiana.
El CO_2 atmosférico en el bosque es menor desde la media mañana hasta las últimas horas de la tarde. Los niveles de CO_2 son mayores durante la noche, cuando cesa la fotosíntesis y la respiración bombea CO_2 hacia la atmósfera.
(Adaptado de Baumgartner, 1968.)



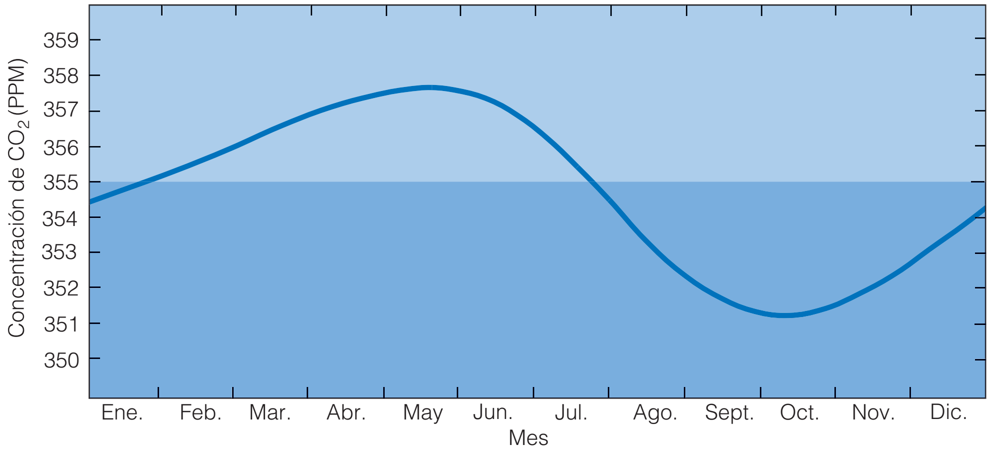


Figura 22.4 | Variación en la concentración atmosférica de CO_2 durante un año típico en Barrow, Alaska. Las concentraciones aumentan durante los meses de invierno, y se reducen con el comienzo de la fotosíntesis durante la estación de crecimiento (mayo-junio). (Adaptado de Rearman y Hyson 1981.)

estación de crecimiento, cuando el paisaje está verde, la concentración atmosférica comienza a bajar a medida que las plantas extraen el dióxido de carbono a través de la fotosíntesis. Cuando la estación de crecimiento alcanza su final, la fotosíntesis disminuye o cesa, el proceso dominante es la respiración y se elevan las concentraciones de dióxido de carbono. Aunque esos patrones de aumento y disminución suceden tanto en los ecosistemas terrestres como en los acuáticos, las fluctuaciones son mucho mayores en los ambientes terrestres. Como resultado de esto, esas fluctuaciones en las concentraciones atmosféricas de dióxido de carbono son más pronunciadas en el hemisferio Norte que posee un área continental mucho mayor.

22.7 | El ciclo global del carbono implica intercambios entre la atmósfera, los océanos y la tierra

El balance de carbono de la Tierra está fuertemente ligado a la atmósfera, la tierra y los océanos, así como a los movimientos de la masa de aire alrededor del planeta (véase el Capítulo 3). La Tierra contiene unos 10^{23} g de carbono, o 100 millones de Gt. [Gt es una gigatonelada, que equivale a mil millones (10^9) de toneladas métricas, o 10^{15} g.]. La mayoría, menos una pequeña fracción, está enterrada en las rocas sedimentarias y no participa activamente en el ciclo global del carbono. La reserva de carbono que participa en el ciclo global del carbono (Figura 22.5) tiene una

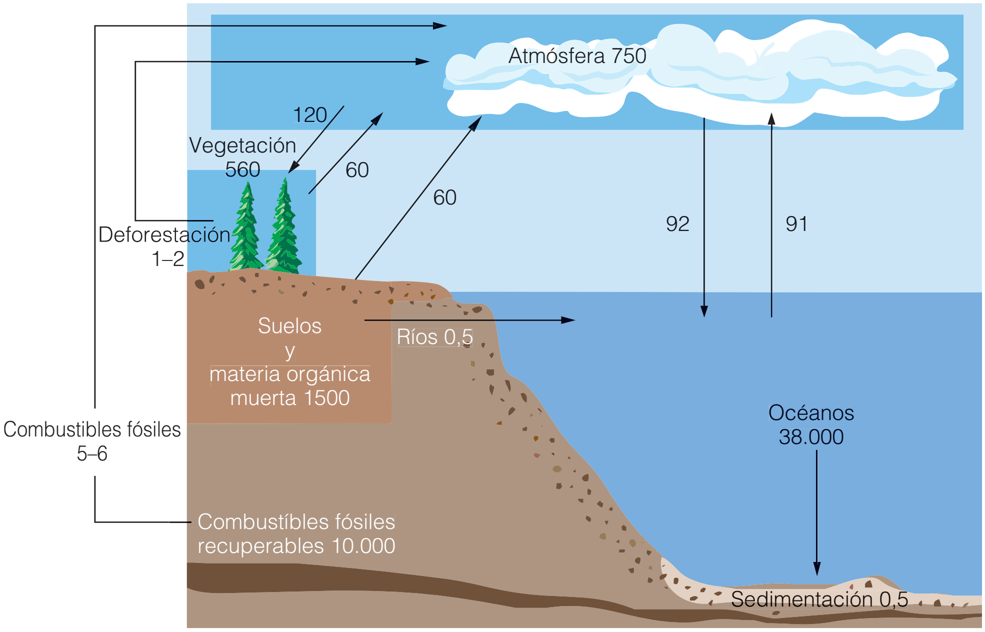


Figura 22.5 | El ciclo global del carbono. Los cuadros muestran los tamaños de las reservas más importantes de carbono, mientras que las flechas indican los principales intercambios (flujos) entre ellos. Todos los valores están en gigatoneladas (Gt) de carbono y los intercambios están a escala de tiempo anual. La reserva más grande de carbono, la geológica, no está incluida debido a las lentas tasas de transferencia (escalas de tiempo geológicas) con otras reservas activas. (Adaptado de Edmonds, 1992.)

cantidad estimada de 55.000 Gt. Los océanos contienen la inmensa mayoría de la reserva de carbono activo, unas 38.000 Gt, en su mayor parte como iones de carbonato y bicarbonato (véase el Apartado 4.7). La materia orgánica muerta de los océanos posee unas 1.650 Gt de carbono, y la materia viva, en su mayoría fitoplancton (productores primarios), 3 Gt. La biosfera terrestre (todos los ecosistemas terrestres) contienen aproximadamente 1.500 Gt de carbono en la materia orgánica muerta y 560 Gt como materia viva (biomasa). La atmósfera alberga unas 750 Gt de carbono.

En el océano, el agua superficial es la zona principal de intercambio entre la atmósfera y el océano. La capacidad de las aguas superficiales de absorber CO_2 se encuentra determinada en gran parte por la reacción del CO_2 con el ión carbonato que forma bicarbonatos (véase el Apartado 4.7). En el agua superficial, el carbono circula físicamente a través de las corrientes y biológicamente a través de la fotosíntesis del fitoplancton y del movimiento a lo largo de la cadena trófica. El intercambio neto de CO_2 entre los océanos y la atmósfera mediante los procesos físicos y biológicos da como resultado la absorción de 1 Gt por año y el entierro en los sedimentos representa una pérdida neta de 0,5 Gt de carbono por año.

La absorción del CO_2 de la atmósfera por parte de los ecosistemas terrestres está determinada por la producción primaria bruta (fotosíntesis). Las pérdidas son una función de la respiración autotrófica y heterotrófica; esta última está dominada por los descomponedores microbianos. Hasta hace poco tiempo, se creía que el intercambio de CO_2 entre la masa continental y la atmósfera (absorción por fotosíntesis y liberación por respiración/descomposición) se encontraba en un valor cercano al equilibrio (véase la Figura 22.5). Sin embargo, investigaciones más recientes indican que la superficie terrestre actúa como un sumidero de carbono, con una absorción neta de CO_2 desde la atmósfera (véase el Capítulo 29).

Las proporciones relativas de carbono almacenado en el suelo y en la vegetación viva (biomasa) son de una importancia considerable en el ciclo del carbono terrestre. El carbono almacenado en el suelo incluye materia orgánica muerta en la superficie del suelo y el suelo mineral subyacente. Las estimaciones indican que la cantidad de carbono del suelo se ubica en 1500 Gt, comparadas a las 560 Gt de biomasa viva. La cantidad promedio de carbono por volumen de suelo aumenta desde las regiones tropicales hacia los polos, los bosques boreales y la tundra (véase el Capítulo 23). Los valores reducidos para los bosques tropicales reflejan las altas tasas de descomposición, que compensan la alta productividad y la caída de hojarasca. El suelo de tundra congelado y los suelos anegados propios de los pantanos y las marismas poseen la mayor acumulación de materia orgánica muerta debido a que la humedad, la baja temperatura, o ambas, inhiben la descomposición.

22.8 | El ciclo del nitrógeno comienza con la fijación atmosférica del nitrógeno

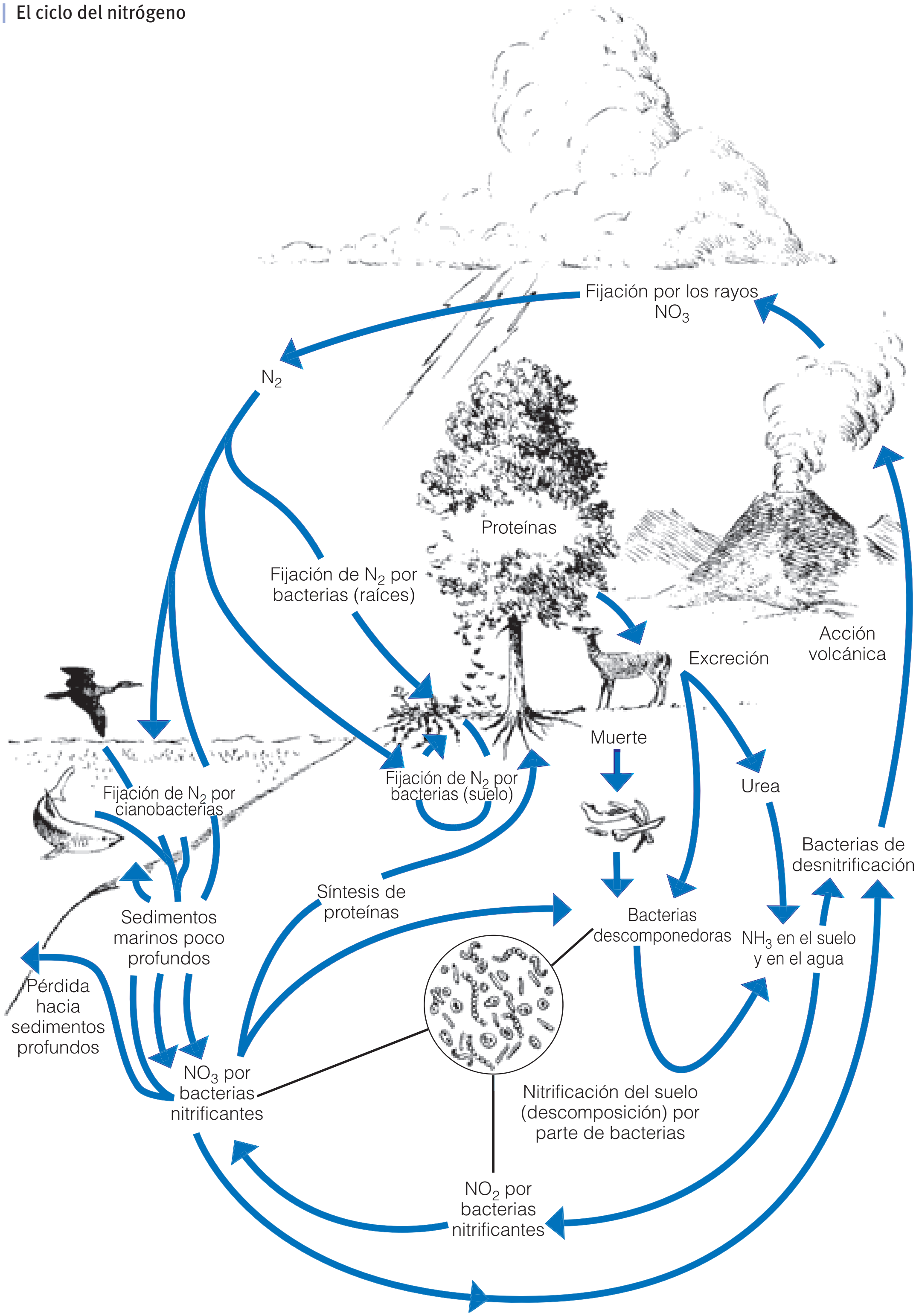
El nitrógeno es un componente esencial de las proteínas, que a su vez son el componente básico de todo tejido vivo. Normalmente el nitrógeno se encuentra disponible para las plantas solamente en dos formas químicas: el amonio (NH_4^+) y el nitrato (NO_3^-). De este modo, aunque la atmósfera terrestre esté compuesta en casi un 80 por ciento por gas de nitrógeno, se encuentra en una forma (N_2) que no permite su absorción (asimilación) por parte de las plantas. El nitrógeno se introduce en el ecosistema a través de dos rutas y la importancia relativa de cada una de ellas varía enormemente entre los distintos ecosistemas (Figura 22.6). La primera es la deposición atmosférica. Puede ser en la deposición húmeda, con la lluvia, la nieve o incluso las pequeñas gotas provenientes de las nubes y la niebla, o en la deposición seca, como los aerosoles y la materia particulada. Sin importar el tipo de deposición atmosférica, por esta ruta el nitrógeno se suministra de forma tal que se encuentra disponible para que los vegetales lo absorban.

La segunda ruta por el cual el nitrógeno se incorpora a los ecosistemas es mediante la fijación del nitrógeno. Esta fijación se produce de dos maneras. Una es la fijación de alta energía. La radiación cósmica, la estela de los meteoritos y los rayos proporcionan la alta energía necesaria para combinar el nitrógeno con el oxígeno y el hidrógeno del agua. El amonio y los nitratos resultantes se transportan hacia la superficie de la Tierra mediante el agua de lluvia. Las estimaciones indican que anualmente se introducen en la Tierra algo menos de 0,4 kg N/ha de esta manera. Alrededor de dos tercios de esta cantidad se introduce en forma de amonio y un tercio como ácido nítrico (HNO_3).

La segunda forma de fijación es biológica. Mediante este método se producen aproximadamente 10 kg N/año por cada hectárea de superficie de la Tierra, o aproximadamente el 90 por ciento del nitrógeno fijado que se crea cada año. La fijación la llevan a cabo las bacterias simbióticas que viven en asociación mutualista con las plantas (véase el Apartado 15.11 y la Figura 15.7), por bacterias aeróbicas libres y por las cianobacterias (algas verde azuladas). La fijación divide el nitrógeno molecular (N_2) en dos átomos de nitrógeno libre. Los átomos libres de nitrógeno se combinan con hidrógeno y forman dos moléculas de amonio (NH_3). El proceso de fijación requiere una cantidad de energía considerable. Para fijar 1 g de nitrógeno, las bacterias fijadoras de nitrógeno asociadas con el sistema de la raíz de la planta deben consumir alrededor de 10 g de glucosa, un azúcar simple producido por los vegetales en la fotosíntesis.

En los ecosistemas agrícolas, las bacterias *Rhizobium*, asociadas con aproximadamente 200 especies de plantas leguminosas, son las principales fijadoras de nitrógeno. En los sistemas no agrícolas, alrededor de 12.000 especies, des-

Figura 22.6 | El ciclo del nitrógeno



Fijación por los rayos
NO_3
N_2
Proteínas
Fijación de N_2 por bacterias (raíces)
Excreción
Acción volcánica
Muerte
Urea
Fijación de N_2 por bacterias (suelo)
Fijación de N_2 por cianobacterias
Bacterias de desnitrificación
Síntesis de proteínas
Sedimentos marinos poco profundos
Bacterias descomponedoras
NH_3 en el suelo y en el agua
Pérdida hacia sedimentos profundos
NO_3 por bacterias nitrificantes
Nitrificación del suelo (descomposición) por parte de bacterias
NO_2 por bacterias nitrificantes

de las cianobacterias hasta las plantas con nódulos radicales, son responsables de la fijación del nitrógeno. Las bacterias libres del suelo también contribuyen a la fijación. Los más importantes de los 15 géneros son el *Azotobacter* aeróbico y el *Clostridium* anaeróbico. Las cianobacterias (algas verde azuladas) son otro grupo importante de fijadores de nitrógeno, en gran parte, no simbióticos. De las alrededor de 40 especies conocidas, las más comunes son las del género *Nostoc* y *Calothrix*, que se encuentran tanto en el suelo como en hábitats acuáticos. Ciertos líquenes, (*Collema tunaeforme* y *Peltigera rufescens*) también se encuentran involucrados en la fijación del nitrógeno. Los líquenes con capacidad de fijación de nitrógeno poseen cianobacterias fijadoras de nitrógeno como componente algal.

Las plantas pueden utilizar directamente el amonio del suelo. Además de la deposición atmosférica, el NH_4^+ se forma en el suelo como producto de la descomposición microbiana de materia orgánica (véase el Apartado 21.5), en la cual se libera NH_3 como deshecho de la actividad microbiana. Este proceso se denomina **amonificación** (Figura 22.7). La mayor parte de los suelos tienen un exceso de H^+ (levemente ácidos; véase el Apartado 4.7), por lo que el NH_3 se convierte rápidamente en amonio (NH_4^+). Curiosamente, dado que el NH_3 es un gas, la transferencia de nitrógeno hacia la atmósfera (volatilización) puede ocurrir en suelos cuyo pH sea cercano a 7 (neutro); en los que hay una baja concentración de iones H^+ como para convertir amoníaco en amonio. La volatilización puede ser especialmente pronunciada en áreas agrícolas, donde tanto los fertilizantes de nitrógeno como la cal (para reducir la acidez del suelo) se utilizan extensamente.

En algunos ecosistemas, las raíces de las plantas deben competir por el NH_4^+ con dos grupos de bacterias aeróbicas, que lo utilizan como parte de su metabolismo (véase la Figura 22.6). El primer grupo (*Nitrosomas*) oxida al NH_4^+ para convertirlo en NO_2^-, mientras que el segundo grupo (*Nitrobacter*) oxida al NO_2^- para convertirlo en NO_3^-. Este proceso se denomina **nitrificación**. Una vez que se produce el nitrato, pueden sucederle muchas cosas. En primer lugar, las raíces de las plantas lo pueden absorber. En segundo lugar, puede ocurrir una **desnitrificación** en condiciones anaeróbicas (de falta de oxígeno), cuando otro grupo de bacterias (*Pseudomonas*) reducen químicamente el NO_3^- para convertirlo en N_2O y N_2. Estos gases luego vuelven a la atmósfera. Las condiciones anaeróbicas necesarias para la desnitrificación son generalmente poco comunes en la mayor parte de los ecosistemas terrestres (pero pueden darse de forma estacional). Estas condiciones, sin embargo, son comunes en ecosistemas de humedales y en los sedimentos de ecosistemas acuáticos de aguas abiertas (véanse los Capítulos 24 y 24).

Finalmente, el nitrato es la forma más común de nitrógeno exportado desde los ecosistemas terrestres hacia arroyos y ríos (véase el Capítulo 27), aunque en ecosistemas no perturbados la cantidad es pequeña dada la gran demanda de nitrógeno. De hecho, la cantidad de nitrógeno que se recicla dentro del ecosistema es normalmente mucho mayor que la cantidad que entra o que sale del ecosistema a través de las entradas y las salidas.

Debido a que tanto la fijación del nitrógeno como la nitrificación son procesos llevados a cabo por bacterias, se encuentran influidos por una variedad de condiciones ambientales, como la temperatura y la humedad. Sin embargo, uno de los factores más importantes es el pH del suelo. Ambos procesos se encuentran normalmente muy limitados en los suelos extremadamente ácidos debido a la inhibición de las bacterias bajo estas condiciones.

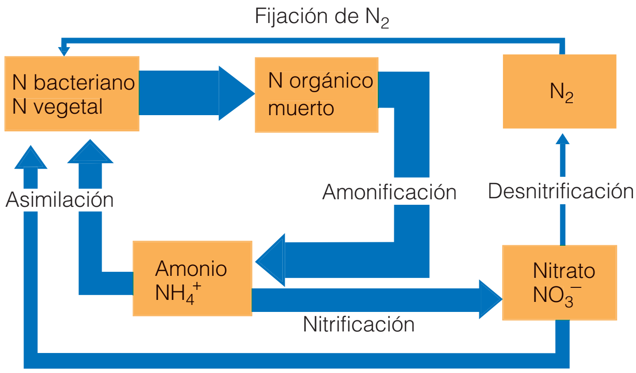


Figura 22.7 | Los procesos bacterianos involucrados en el ciclo del nitrógeno.

Aunque las entradas de nitrógeno pueden variar, el ciclo interno del nitrógeno es bastante similar entre los distintos ecosistemas. Implica la asimilación de amonio y nitrato por parte de las plantas y el regreso del nitrógeno hacia el suelo, los sedimentos y el agua por medio de la descomposición de la materia orgánica muerta.

El ciclo global del nitrógeno sigue el camino del ciclo local de nitrógeno presentado más arriba, sólo que en una escala mayor (Figura 22.8). La atmósfera constituye la mayor reserva, dado que contiene $3{,}9 \times 10^{21}$ g. Cantidades de nitrógeno comparativamente más pequeñas se encuentran en la biomasa ($3{,}5 \times 10^{15}$ g) y en el suelo 95×10^{15} a 140×10^{15} g) de los ecosistemas terrestres. Las estimaciones globales de desnitrificación en ecosistemas terrestres varían ampliamente pero se encuentran en el orden de 200×10^{12} g/año, de los cuales más de la mitad ocurre en ecosistemas de humedales. Las principales fuentes de nitrógeno de los océanos del mundo son las formas disueltas en el drenaje de agua dulce de los ríos (36×10^{12} g/año) y las entradas en la precipitación (30×10^{12} g/año). La fijación biológica es responsable de otros 15×10^{12} g/año. La desnitrificación genera un flujo aproximado de 110×10^{12} g N/año desde los océanos del mundo hacia la atmósfera.

Existen pequeñas pero constantes pérdidas desde la biosfera hacia los sedimentos profundos de los océanos y las rocas sedimentarias. En contraposición, existe una pequeña adición de nitrógeno nuevo que proviene de la meteorización de rocas ígneas y de la actividad volcánica.

La actividad humana ha tenido una influencia significativa en el ciclo global del nitrógeno. Las fuentes humanas de nitrógeno más importantes son la agricultura, la industria y los automóviles; y en las últimas décadas, las entradas antropogénicas de nitrógeno en los ecosistemas tanto acuá-

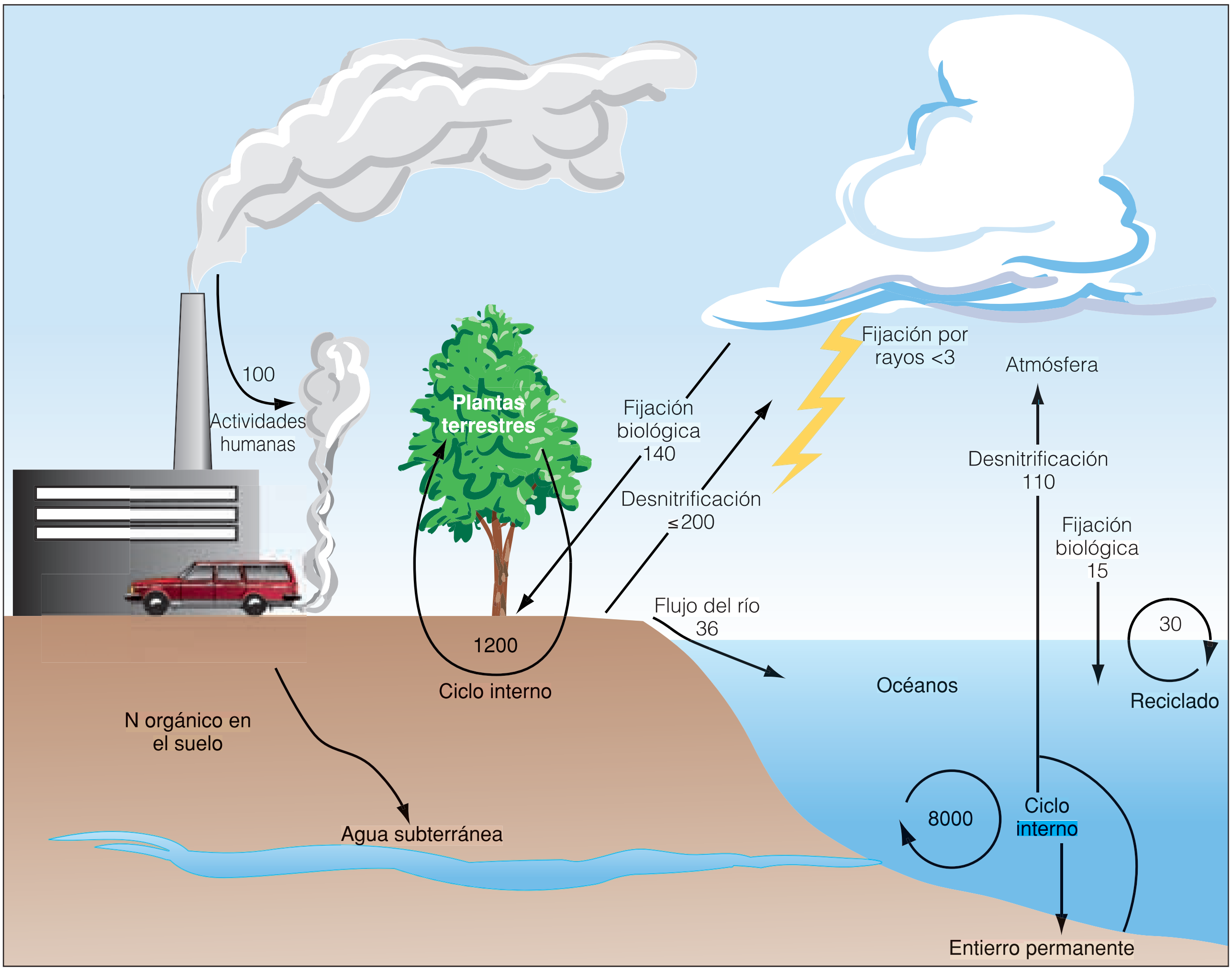

100
Actividades humanas
Plantas terrestres
Fijación biológica 140
Desnitrificación ≤200
Fijación por rayos <3
Atmósfera
Desnitrificación 110
Fijación biológica 15
Flujo del río 36
30
Reciclado
1200
Ciclo interno
Océanos
N orgánico en el suelo
8000
Ciclo interno
Agua subterránea
Entierro permanente

Figura 22.8 | El ciclo global del nitrógeno. Cada flujo se muestra en unidades de 10^{12} g N/año. (Adaptado de Schlesinger 1997.)

ticos como terrestres ha sido una causa de creciente preocupación (véase Cuestiones de ecología: La saturación de nitrógeno). La primera intrusión significativa probablemente haya provenido de la agricultura, cuando las personas comenzaron a quemar bosques y a preparar la tierra para los cultivos y el pastoreo. La aplicación de fertilizantes químicos en abundancia (véase Cuestiones de ecología: Fertilizantes de nitrógeno) en tierras de cultivo perturba el equilibrio natural entre la fijación del nitrógeno y la desnitrificación, y una porción considerable de fertilizadores de nitrógeno se pierde en forma de nitratos en las aguas subterráneas y en los residuos líquidos que encuentran su ruta hacia los ecosistemas acuáticos (véase el Capítulo 25).

Los gases de escape de los automóviles y la combustión industrial de altas temperaturas agregan óxido nitroso (N_2O), óxido nítrico (NO) y dióxido de nitrógeno (NO_2) a la atmósfera. Estos óxidos pueden permanecer en la atmósfera hasta 20 años, moviéndose lentamente hacia la estratosfera. Allí, la luz ultravioleta reduce el óxido nitroso para convertirlo en óxido nítrico y oxígeno atómico (O). El oxígeno atómico reacciona con el oxígeno (O_2) y forma ozono (O_3) (véase el Apartado 22.12).

22.9 | El ciclo del fósforo no tiene reservas atmosféricas

El fósforo se encuentra en cantidades muy pequeñas en la atmósfera. Por lo tanto, puede seguir el ciclo del agua (hidrológico) sólo en una parte del camino, desde la tierra hacia el mar (Figura 22.9). Dado que el fósforo que se pierde de esta manera no regresa por medio del ciclo biogeoquímico, se encuentra en bajas cantidades en condiciones naturales, sin sufrir perturbaciones. La escasez natural de

Cuestiones de ecología | ***La saturación de nitrógeno***

La producción primaria neta en la mayor parte de los ecosistemas terrestres de bosques está limitada por la disponibilidad de nitrógeno en el suelo. Sin embargo, en las últimas décadas, las actividades humanas resultaron en un aumento brusco en las tasas de deposición de nitrógeno. En Norteamérica, las actividades antropogénicas, tales como la combustión de combustibles fósiles (véase el Capítulo 29) y la agricultura intensiva (véase el Capítulo 27) han aumentado las entradas de óxidos de nitrógeno en la atmósfera a un nivel mucho mayor al natural. Los óxidos de nitrógeno sufren rápidamente una variedad de reacciones químicas y, por lo tanto, no residen en la atmósfera durante largos períodos de tiempo, sino que se depositan en la región en la cual se originaron las emisiones. El resultado es que las tasas de deposición varían ampliamente entre distintas regiones geográficas (Figura 1).

Como se ha estudiado en el Capítulo 6 (véase el Apartado 6.12), la concentración de nitrógeno en el suelo influye en la tasa de absorción de las plantas y en la concentración en los tejidos vegetales. A su vez, existe una fuerte relación entre la capacidad fotosintética y el nitrógeno de las hojas debido a una mayor concentración de enzimas y pigmentos utilizados en la fotosíntesis (véase Figura 6.24). El resultado neto es que inicialmente la deposición de nitrógeno actúa como fertilizante, aumentando las tasas de producción primaria neta. Sin embargo, a medida que el agua y otros nutrientes se encuentran más limitados en comparación al nitrógeno, estos ecosistemas pueden acercarse a la «saturación de nitrógeno». Si la cantidad de nitrógeno continúa en aumento, una compleja serie de alteraciones del suelo y de los procesos de las plantas puede llevar en última instancia a la degradación de los bosques y a una acidificación del suelo (Figura 2).

La mayor parte del nitrógeno depositado se encuentra tanto en forma de nitrato como de amonio, aunque esta última forma es la dominante. En las primeras etapas de la saturación de nitrógeno, los vegetales absorberán la mayor parte del nitrógeno y la productividad y crecimiento del bosque estarán estimulados por las entradas de nitrógeno. A medida que las limitaciones para el crecimiento de la planta cambian del nitrógeno a los otros recursos, habrá más amonio disponible en el suelo. Las altas concentraciones de amonio pueden causar la liberación de otros cationes en la solución del suelo al saturar los sitios de intercambio catiónico de las partículas del suelo (véase el Apartado 5.9). Los microbios también utilizan una parte del excedente de amonio para aumentar su propia población y, de este modo, se incrementan otros procesos microbianos tales como la descomposi-

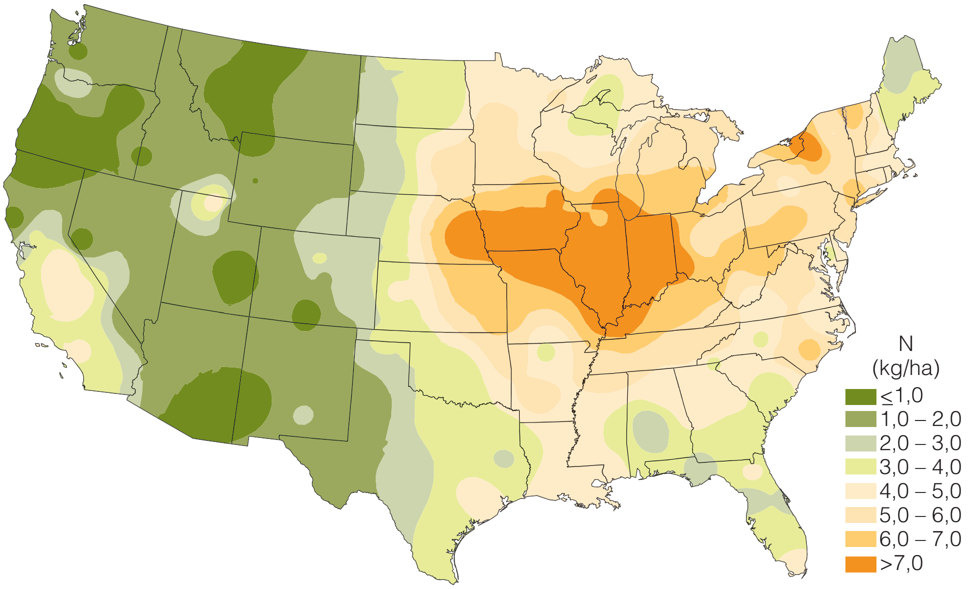


Figura 1 | Estimación de la deposición de nitrógeno inorgánico a partir de nitrato y amonio en 1998 (Programa Nacional de Deposición Atmosférica).

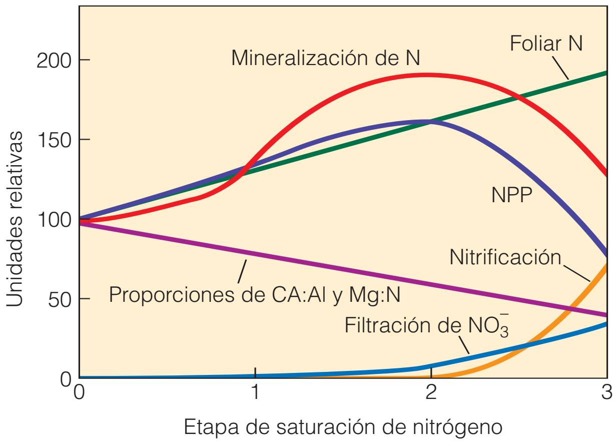


Figura 2 | Respuesta hipotética de los ecosistemas de bosques templados tras añadir nitrógeno a largo plazo. En la etapa 1, la mineralización neta aumenta, lo que provoca un aumento en la PPN. En la etapa 2, la PPN y la mineralización neta disminuyen debido a la reducción en las proporciones de Ca:Al y Mg:N y a la acidificación del suelo. La nitrificación también aumenta debido a la disponibilidad de un excedente de amonio. Finalmente, en la etapa 3, la filtración de nitrato aumenta bruscamente. (Adaptado de Aber et al. 1998.)

ción, pero una gran parte de este amonio será nitrificado, formando nitratos.

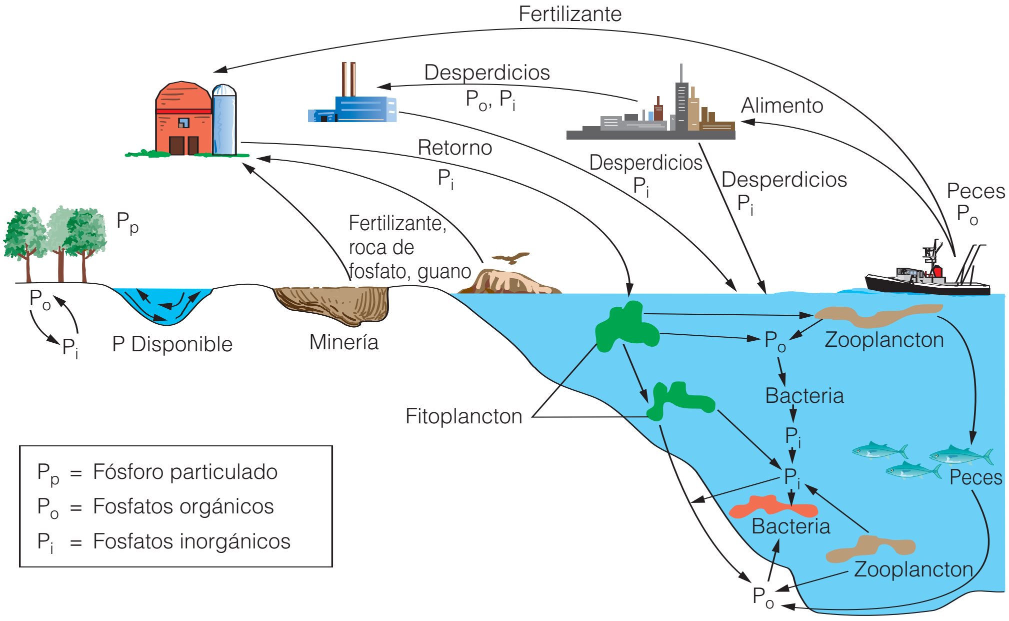
A diferencia del amonio, el nitrato tiene mucha movilidad en el suelo, dado que no se absorbe demasiado en las partículas del suelo a través del intercambio iónico (véase el Apartado 5.9). El nitrato puede ser absorbido por plantas o utilizado por microbios en el proceso de desnitrificación, lo que reduce el nitrato a gas N_2, completando así el ciclo del nitrógeno (véase el Apartado 22.8, Figura 22.7). El nitrato que no utilizan las plantas o los microbios puede filtrarse hacia aguas subterráneas y aguas superficiales, lo que provoca la eutrofización de los cauces fluviales (véase el Apartado 24.4).

Cuando el nitrato se ha liberado del suelo, puede existir una pérdida de cationes básicos y una acidificación del suelo. A medida que el pH del suelo disminuye, la capacidad amortiguadora del intercambio de cationes puede agotarse, lo que provoca la liberación de Al en la solución del suelo (véase el Apartado 5.9). El aluminio puede liberarse hacia los ecosistemas acuáticos, en los que es tóxico. Además, las altas concentraciones de Al en el suelo pueden producir efectos perjudiciales en los ecosistemas de los bosques.

En las etapas más avanzadas de la saturación del nitrógeno, se espera que la productividad disminuya y la mortalidad de las plantas aumente. Esto es en parte debido a los desequilibrios en los nutrientes resultado de la saturación que produce el nitrógeno. La salud de las plantas se verá afectada principalmente por las concentraciones relativas de nutrientes a diferencia de la abundancia absoluta. A medida que la concentración de Al en la solución del suelo aumenta debido a la acidificación, las proporciones Ca:Al y Mg:Al disminuyen. Esto es, en parte, debido a la mayor afinidad por el Al en la absorción pasiva de nutrientes del suelo que llevan a cabo las raíces. Estas proporciones relativas de nutrientes han sido relacionadas con la disminución de la población de abetos (*Picea*) en Europa y en los Estados Unidos. El calcio posee una cantidad de funciones importantes en el funcionamiento de las plantas. Por ejemplo, el Ca es esencial para la producción de la albura (la madera exterior del tronco de los árboles que contiene los tejidos vasculares activos para el transporte del agua). La disponibilidad reducida del Ca restringirá el funcionamiento de la albura y el transporte de agua, lo cual podría provocar una disminución en el área foliar que el árbol puede mantener. El magnesio es un elemento importante de las enzimas de las plantas, particularmente la clorofila. Una limitación en la producción de clorofila limitará la fotosíntesis. El efecto combinado es una reducción en la absorción neta de carbono por parte de la planta. Los árboles que sufren los efectos de la saturación del nitrógeno se identifican a menudo por el color amarillento de sus hojas. Se cree que esto sucede como resultado de la retranslocación de nutrientes, tales como Ca y Mg, durante los períodos de nuevo crecimiento. Dado que los altos niveles de nitrógeno estimulan el crecimiento nuevo, la planta moviliza el Ca y el Mg necesario desde las hojas, sin importar su disponibilidad relativa. ●

1. Utilizando la información provista por el mapa de la Figura 1, ¿en qué áreas de los Estados Unidos se esperaba encontrar saturación del nitrógeno?
2. Un aumento en la concentración de amonio puede producir un aumento en los procesos microbianos, tales como la descomposición. ¿Cómo podría el aumento en la descomposición microbiana influir en la disponibilidad de otros nutrientes minerales (en el suelo) para las plantas?

Figura 22.9 | El ciclo del fósforo en ecosistemas acuáticos y terrestres.



fósforo en los ecosistemas acuáticos se encuentra enfatizada por el crecimiento explosivo de algas en las aguas que reciben descargas importantes de efluentes ricos en fósforo.

Las reservas más importantes de fósforo son las rocas y los depósitos naturales de fosfato. El fósforo se libera de estas rocas y minerales a través de la meteorización, la lixiviación, la erosión y la extracción para la utilización en forma de fertilizantes agrícolas. Casi todo el fósforo que se encuentra en los ecosistemas terrestres proviene de la meteorización de minerales de fosfato de calcio. En la mayor parte de los suelos, sólo una pequeña fracción del fósforo total está disponible para los vegetales. El proceso más importante que regula la disponibilidad de fósforo para la producción primaria neta es el ciclo interno del fósforo desde formas orgánicas hacia formas inorgánicas (ciclo de nutrientes; véase el Capítulo 21). Una parte del fósforo disponible en los ecosistemas terrestres se escapa y se exporta hacia lagos y mares.

En los ecosistemas marinos y de aguas dulces, el ciclo del fósforo se encuentra en tres estados: fósforo orgánico particulado, fosfatos orgánicos disueltos y fosfatos inorgánicos. Los fosfatos orgánicos son absorbidos rápidamente por todas las formas de fitoplancton, que son ingeridos a su vez por el zooplancton y los organismos que se alimentan de detritos. El zooplancton puede excretar tanto fósforo diariamente como el que almacena en su biomasa y, de esta forma, vuelve al ciclo. Más de la mitad del fósforo que excreta el zooplancton es fosfato inorgánico, que luego es absorbido por el fitoplancton. El resto del fósforo en ecosistemas acuáticos se encuentra en compuestos orgánicos que pueden ser utilizados por las bacterias, que no logran regenerar grandes cantidades de fosfato inorgánico disuelto. Los bacteriófagos consumen bacterias y luego excretan el fosfato que ingieren. Una parte del fosfato se deposita en sedimentos de poca profundidad y la otra parte se deposita en sedimentos profundos. En los afloramientos de los océanos (véanse los Apartados 4.8 y 21.11), el movimiento de aguas profundas hacia la superficie lleva consigo una parte del fosfato desde las profundidades hacia las aguas poco profundas, donde hay luz disponible para que se produzca el proceso de fotosíntesis. Este fosfato es absorbido por el fitoplancton. Una parte del fósforo que existe en los cuerpos de los vegetales y animales se deposita en los sedimentos. Como resultado, las aguas superficiales pueden no contener fósforo y las aguas profundas pueden encontrarse saturadas. Una gran parte de este fósforo se encontrará retenido durante largos períodos de tiempo en el hipolimnion y en los sedimentos, mientras que otra parte volverá hacia las aguas superficiales por medio de afloramientos.

El ciclo global del fósforo (Figura 22.10) es único entre los ciclos biogeoquímicos más importantes, en el sentido de que no posee un componente atmosférico significativo, aunque el transporte por el aire de P mediante el polvo del suelo y el aerosol marino se encuentra en el orden de 1×10^{12} g P/año.

Los ríos transportan aproximadamente 21×10^{12} g P/año hacia los océanos, pero sólo alrededor del 10 por ciento de esta cantidad se encuentra disponible para la producción primaria neta. El resto se deposita en los sedimentos. La concentración de fósforo en las aguas oceánicas es baja, pero dado el amplio volumen de agua, el resultado es una importante reserva global de fósforo. La renovación de fósforo orgánico en las aguas superficiales es del orden de

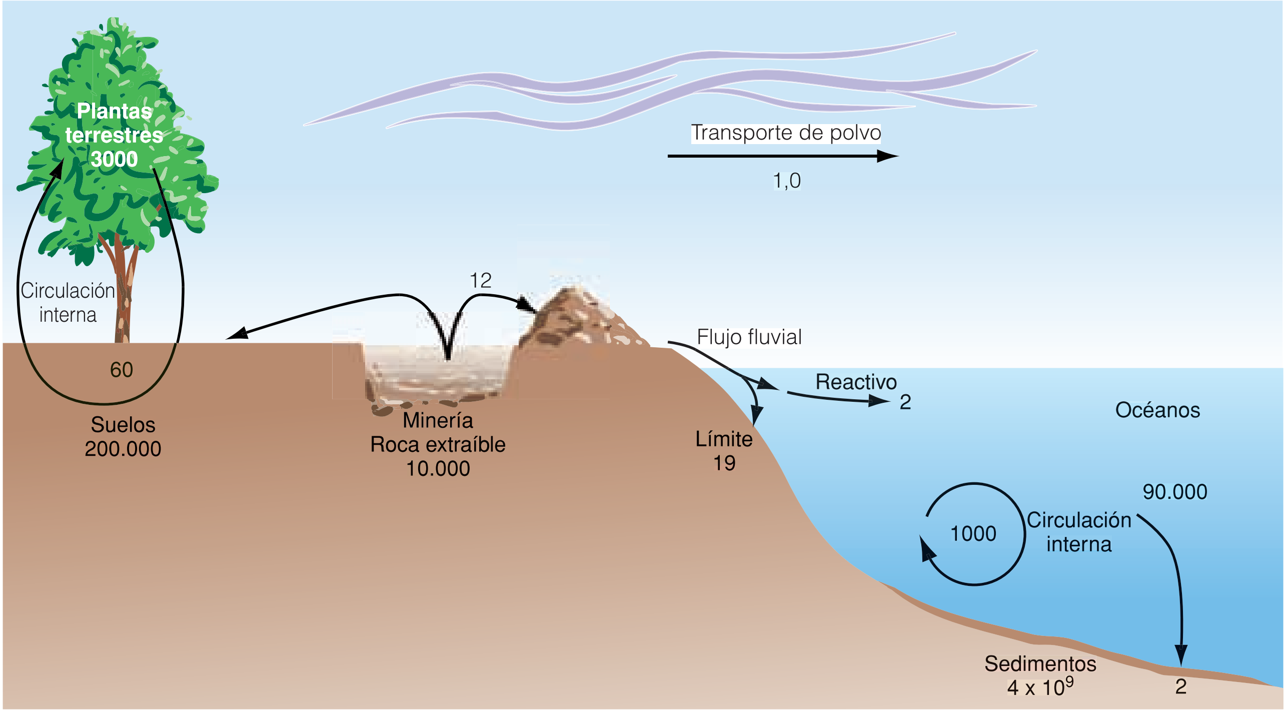


Figura 22.10 | El ciclo global del fósforo. Cada flujo se muestra en unidades de 10^{12} gr. P/año.
(Adaptado de Schlesinger 1997.)

días y la mayor parte del fósforo absorbido en la producción primaria se descompone y se mineraliza (en su ciclo interno) en las aguas superficiales.

Sin embargo, aproximadamente 2×10^{12} g/año se depositan en los sedimentos oceánicos o son transportados a las aguas profundas. En las aguas profundas, el fósforo orgánico convertido en formas solubles inorgánicas permanece no disponible para el fitoplancton de las aguas superficiales hasta que es transportado por un afloramiento (véase el Apartado 4.8). En una escala de tiempo geológica, la elevación y la subsiguiente erosión hacen regresar al fósforo a su ciclo activo.

22.10 | El ciclo del azufre es sedimentario y gaseoso

El ciclo del azufre tiene fases tanto sedimentarias como gaseosas (Figura 22.11). En la fase sedimentaria a largo plazo, el azufre está unido a depósitos orgánicos e inorgánicos liberados por la erosión y la descomposición y que son transportados a los ecosistemas terrestres en forma de solución salina. La fase gaseosa del ciclo permite la circulación del azufre a escala global.

El azufre entra en la atmósfera mediante diversas fuentes: la combustión de los combustibles fósiles, las erupciones volcánicas, el intercambio en la superficie de los océanos y los gases liberados por la descomposición. Inicialmente entra la atmósfera como sulfuro de hidrógeno (H_2S), que interactúa rápidamente con el oxígeno para formar el dióxido de azufre (SO_2). El dióxido de azufre de la atmósfera, soluble en agua, es transportado de vuelta hacia la superficie en el agua de lluvia como ácido sulfúrico débil (H_2SO_4). Cualquiera sea su fuente, el azufre en forma soluble es absorbido por los vegetales e incorporado a través de una serie de procesos metabólicos, empezando por la fotosíntesis, en aminoácidos azufrados. A través de los productores, el azufre de los aminoácidos es transferido a los consumidores.

La excreción y la muerte llevan el azufre desde el material vivo de vuelta al suelo y al fondo de las lagunas, los lagos y los mares, donde las bacterias lo liberan en forma de sulfito o sulfato de hidrógeno. Un grupo, las bacterias sulfurosas incoloras reducen el sulfuro de hidrógeno a azufre elemental y lo oxidan para formar ácido sulfúrico. Las bacterias verdes y púrpura, en presencia de la luz, utilizan sulfuro de hidrógeno en el proceso de fotosíntesis. Las más conocidas son las bacterias púrpura que se encuentran en las marismas y en los marjales de los estuarios. Estos organismos pueden transformar el sulfuro de hidrógeno en azufre elemental.

El azufre, en presencia del hierro y bajo condiciones anaeróbicas, se precipitará como sulfuro ferroso (FeS_2).

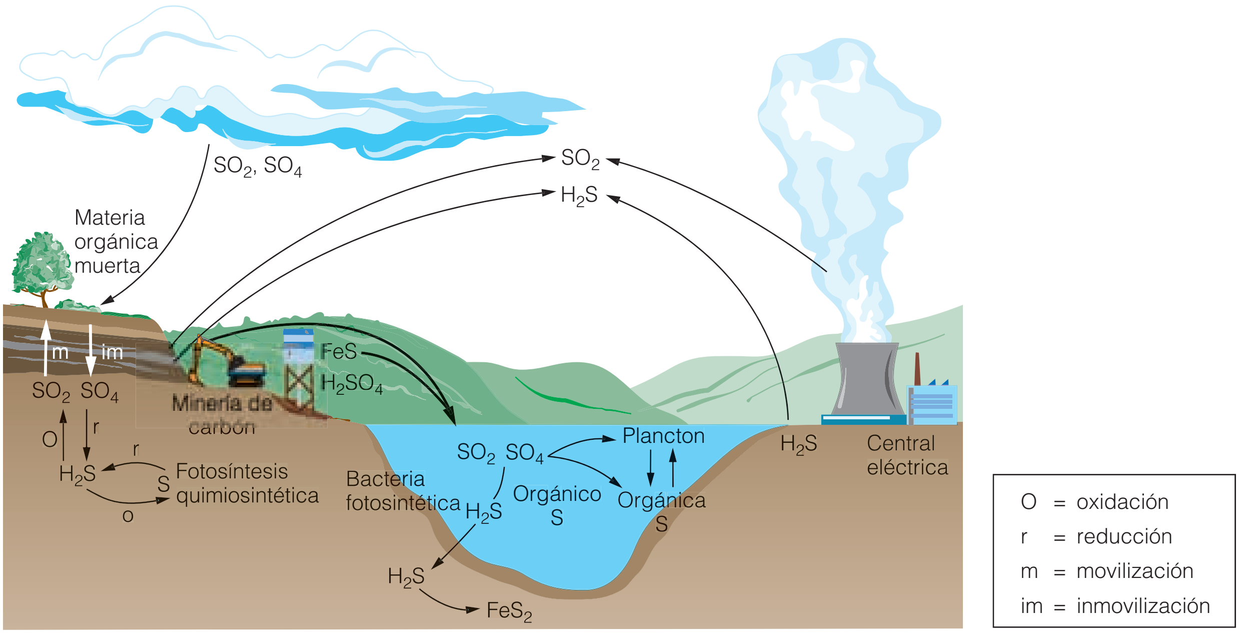


Figura 22.11 | El ciclo del azufre. Fíjese en los dos componentes: sedimentarios y gaseosos. Las fuentes más importantes que provienen de la actividad humana son los combustibles fósiles y del drenaje ácido de las minas de carbón.

Este compuesto es altamente insoluble en condiciones de pH neutro y bajo (ácido), y se mantiene firmemente en el lodo y en los suelos húmedos. Las rocas sedimentarias que contienen sulfuro ferroso se denominan rocas piríticas y pueden recubrir los depósitos de carbón. Al quedar expuestas al aire durante la explotación minera profunda y superficial del carbón, el sulfuro ferroso reacciona con el oxígeno. En presencia de agua, produce sulfato ferroso ($FeSO_4$) y ácido sulfúrico.

De este modo, el azufre en las rocas piríticas, súbitamente expuesto a la erosión a través de la actividad del hombre, libera ácido sulfúrico, sulfato ferroso y otros compuestos del azufre en los ecosistemas acuáticos. Estos compuestos destruyen la vida acuática. Han convertido cientos de kilómetros de arroyos de los Estados Unidos en aguas con elevado grado de acidez y en las que no existe la vida.

22.11 | El ciclo global del azufre no se comprende del todo

El ciclo global del azufre se presenta en la Figura 22.12. Aunque actualmente una gran cantidad de trabajos de investigación se centran en el ciclo del azufre, particularmente en el papel que cumple la intervención del hombre, nuestra comprensión del ciclo global del azufre aún es escasa.

La fase gaseosa del ciclo del azufre permite la circulación a escala global. El flujo anual de los compuestos del azufre a través de la atmósfera es del orden de los 300×10^{12} g. La atmósfera contiene no sólo dióxido de azufre y sulfuro de hidrógeno, sino también partículas de sulfatos. Estas partículas de sulfato forman parte de la deposición seca; las formas gaseosas se combinan con la humedad y son transportadas en las precipitaciones (deposición húmeda).

Los océanos son una gran fuente de aerosoles que contienen azufre (SO_4); sin embargo, estos en su mayoría vuelven a depositarse en los océanos en forma de precipitaciones y deposiciones secas (véase la Figura 22.11). El principal gas que emiten los océanos es el dimetilsulfuro [$(CH_3)_2S$], generado en los procesos biológicos. Con una estimación de 16×10^{12} g S/año, los convierte en la mayor fuente natural de gases de azufre liberados a la atmósfera.

Existe una gran variedad de fuentes biológicas de emisión de azufre desde los ecosistemas terrestres, pero de manera colectiva, estos representan un flujo de poca importancia para la atmósfera. El gas de azufre dominante que se emite desde los humedales de agua dulce y los suelos anóxicos (reducidos en oxígeno) es el sulfuro de hidrógeno (H_2S). La emisión que proviene de las plantas no se comprende del todo, pero los incendios forestales emiten alrededor de 3×10^{12} g anualmente. Si a esto le sumamos la oxidación anaeróbica de la materia orgánica (véase el Apartado 7.1), tendremos un total estimado de 200×10^{12} g al año.

La actividad volcánica también contribuye al ciclo biogeoquímico global del azufre.

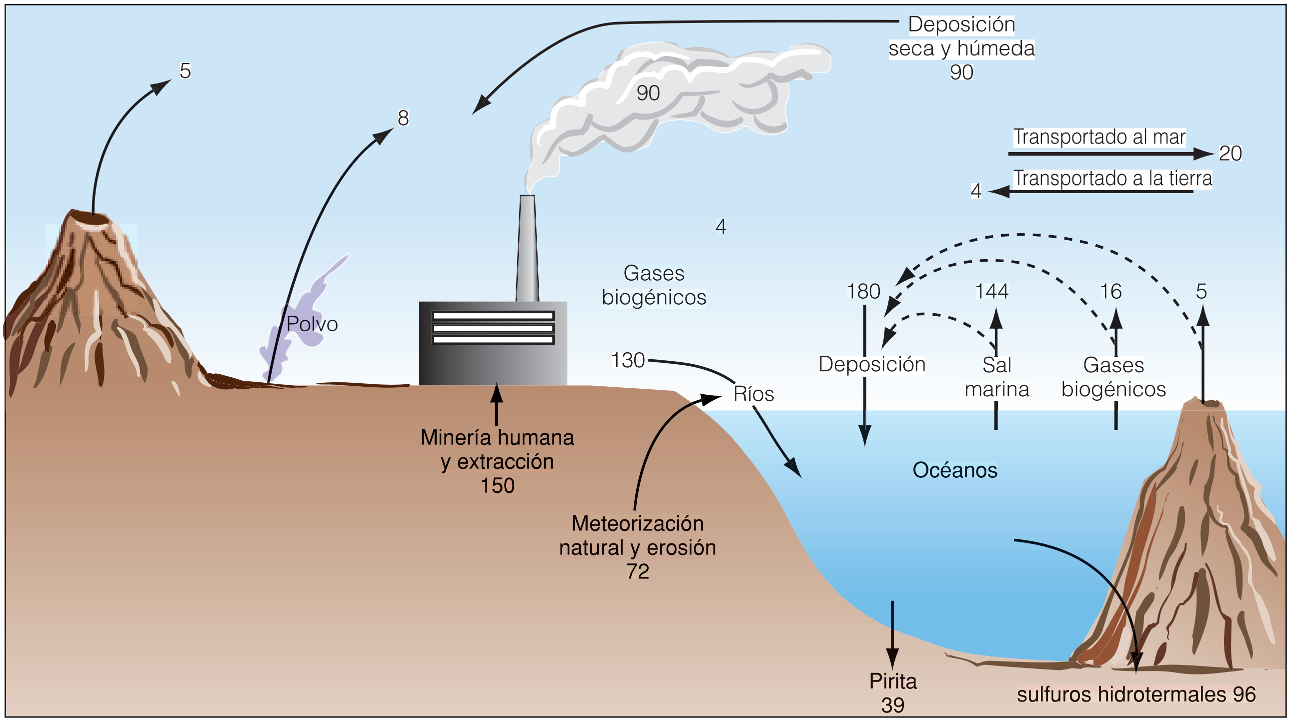

Deposición
seca y húmeda
90
5
8
90
Transportado al mar
20
4
Transportado a la tierra
4
Gases
biogénicos
180
144
16
5
Polvo
Deposición
Sal
marina
Gases
biogénicos
130
Ríos
Minería humana
y extracción
150
Océanos
Meteorización
natural y erosión
72
Pirita
39
sulfuros hidrotermales 96

Figura 22.12 | El ciclo global del azufre. Cada flujo se muestra en unidades de 10^{12} gr. S/año.
(Adaptado de Schlesinger, 1997.)

Algunos acontecimientos importantes, como la erupción del Monte Pinatubo en 1991, liberan una cantidad de S entre 5×10^{12} y 10×10^{12} g S. Cuando la actividad volcánica media anual calculada para un largo período de tiempo, es del orden de 10×10^{12} g S.

La actividad humana cumple un papel decisivo en el ciclo biogeoquímico del azufre. Por lo tanto, para completar el cuadro del ciclo global del azufre, debemos incluir la contribución de la actividad industrial.

22.12 | El ciclo del oxígeno se encuentra en gran medida bajo control biológico

La fuente principal de oxígeno (O_2) libre que mantiene la vida es la atmósfera. Existen dos fuentes significativas de oxígeno atmosférico. Una es la desintegración del vapor de agua a través de un proceso mediado por la luz del Sol. En esta reacción, las moléculas de agua se disocian para producir hidrógeno y oxígeno. Gran parte del hidrógeno se escapa hacia el espacio. Si no escapara, se recombinaría con el oxígeno para formar de nuevo vapor de agua.

La otra fuente de oxígeno es la fotosíntesis, activa sólo desde que comenzó la vida sobre la Tierra (Figura 22.13). El oxígeno es producido por los vegetales verdes (véase el Apartado 6.1) y es consumido tanto por los vegetales como

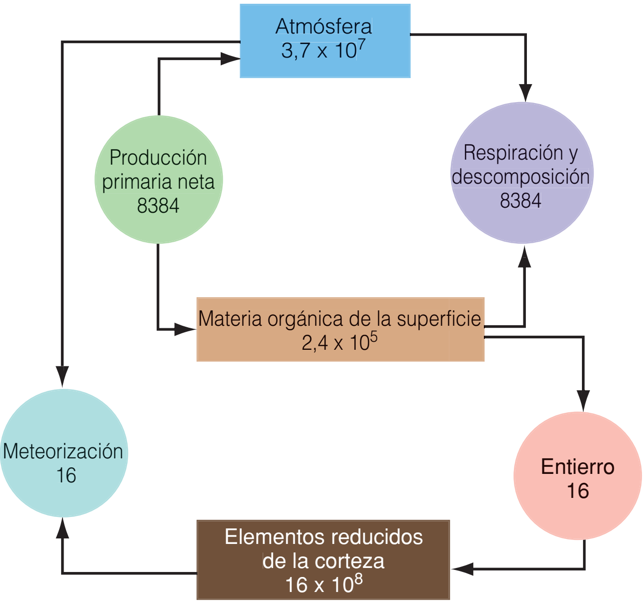

Atmósfera
3,7 x 10^7
Producción
primaria neta
8384
Respiración y
descomposición
8384
Materia orgánica de la superficie
2,4 x 10^5
Meteorización
16
Entierro
16
Elementos reducidos
de la corteza
16 x 10^8

Figura 22.13 | Un modelo simple del ciclo biogeoquímico de O_2. Los datos están expresados en unidades de 10^{12} moléculas de O_2 por año o la cantidad equivalente de compuestos reducidos. Fíjese en que un pequeño desequilibrio en el radio de la fotosíntesis a la respiración puede producir un almacenamiento neto de material inorgánico reducido en la corteza y una acumulación de O_2 en la atmósfera.
(Adaptado de Schlesinger, 1997.)

por los animales. Debido a que la fotosíntesis y la respiración aeróbica implican la liberación y el uso del oxígeno de manera alternada, parece ser que ambas se equilibran entre sí, de modo que no llega a acumularse una cantidad significativa de oxígeno en la atmósfera. No obstante, en la historia de la Tierra, la cantidad de oxígeno que se introduce en la atmósfera ha excedido a la cantidad consumida en la respiración (incluyendo la descomposición de la materia orgánica) y los procesos geológicos, tales como la oxidación de las rocas sedimentarias. Una parte del oxígeno presente en la atmósfera proviene del desequilibrio entre la fotosíntesis y la respiración de las plantas ocurrida en el pasado. La materia orgánica no descompuesta en forma de combustibles fósiles y carbono en las rocas sedimentarias, representa un flujo neto positivo hacia la atmósfera (véase el Apartado 22.7).

Otras reservas importantes de oxígeno son el agua y el dióxido de carbono. Todos estos comportamientos están relacionadas a través de la fotosíntesis. El oxígeno también es biológicamente intercambiable en algunos compuestos tales como los nitratos y sulfatos, que los organismos transforman en amonio y sulfuro de hidrógeno (véanse los Apartados 22.4 y 22.6).

Debido a que el oxígeno es tan reactivo, su circulación en el ecosistema es compleja. Como constituyente del dióxido de carbono, circula por todo el ecosistema. Una parte del dióxido de carbono se combina con el calcio para formar carbonatos. El oxígeno se combina con compuestos de nitrógeno para formar nitratos, con el hierro para formar óxidos de hierro y con otros minerales para formar varios óxidos. En estos estados, el oxígeno es temporalmente retirado de la circulación. En la fotosíntesis, el oxígeno liberado se separa de la molécula de agua. Luego es reconstituido en agua durante la respiración vegetal o animal. Parte del oxígeno de la atmósfera se reduce a ozono (O_3) debido a la radiación ultravioleta de alta energía.

El ozono (O_3) es un gas atmosférico ambivalente. En la estratosfera, entre 10 y 40 Km por encima de la Tierra, protege al planeta de la radiación ultravioleta biológicamente nociva. Cerca del suelo, el ozono es un agente contaminante pernicioso, impide la visibilidad, irrita los ojos y el sistema respiratorio y daña o destruye la vida vegetal. En la estratosfera, el ozono se ve disminuido por su reacción con los contaminantes producidos por el hombre. Se origina en la troposfera, a partir de la unión de los óxidos de nitrógeno con el oxígeno en presencia de la luz solar.

Una reacción cíclica que requiere de la luz solar mantiene el ozono en la estratosfera. La radiación solar rompe los enlaces O–O del O_2. Los átomos de oxígeno liberados se combinan rápidamente con O_2 para formar O_3. Al mismo tiempo, una reacción inversa consume el ozono para formar O y O_2. En la estratosfera, bajo condiciones naturales, existe un equilibrio entre las tasas de formación y destrucción del ozono. Sin embargo, en épocas recientes, algunos catalizadores producidos por el hombre y otros derivados biológicamente introducidos en la estratosfera han sido lo suficientemente reactivos como para reducir el ozono de la estratosfera. Entre ellos se encuentran los clorofluorocarburos (CFCs); el metano (CH_4), ambos naturales y producidos por el hombre, y el óxido nitroso proveniente de la desnitrificación y de los fertilizantes nitrogenados sintéticos. Preocupan especialmente el monóxido de cloro (ClO) derivado de los clorofluorocarburos en forma de propelentes de aerosoles (prohibidos en los Estados Unidos, en Europa y en casi todos los países del mundo), refrigerantes, disolventes y otras fuentes. Esta forma de cloro rompe las moléculas de ozono.

22.13 | Los diferentes ciclos biogeoquímicos están relacionados

Aunque hemos presentado cada uno de los principales ciclos biogeoquímicos de manera independiente, todos ellos están conectados de diversos modos. En algunos casos concretos, están unidos a través de su participación común en compuestos que forman un importante componente de sus ciclos. Algunos ejemplos son la conexión entre el calcio y el fósforo para formar el mineral apatita, un fosfato de calcio, y la conexión entre el nitrógeno y el oxígeno para formar nitratos. En general, los nutrientes que circulan son todos componentes de los organismos vivos y constituyen la materia orgánica. Como resultado, viajan juntos en su odisea a través de la circulación interna.

Los organismos autótrofos y heterótrofos necesitan nutrientes en diferentes proporciones para llevar a cabo distintos procesos. Por ejemplo (como se ha indicado en la ecuación para la fotosíntesis en el Capítulo 6), la fotosíntesis utiliza 6 moles de agua (H_2O) y produce 6 moles de oxígeno (O_2) para cada 6 moles de CO_2 que se transforma en un mol de azúcar $(CH_2O)_6$. Las proporciones de hidrógeno, oxígeno y carbono involucrados en la fotosíntesis son fijas. Del mismo modo, se necesita una cantidad fija de nitrógeno para producir un mol de rubisco, la enzima que cataliza la fijación del CO_2 en la fotosíntesis (véase el Apartado 6.1). Por lo tanto, el contenido de nitrógeno de una molécula de rubisco es el mismo en todos los vegetales, independientemente de la especie o del ambiente. Lo mismo puede decirse de la variedad de aminoácidos, proteínas y otros compuestos del nitrógeno que son fundamentales para la síntesis de los tejidos y las células vegetales. La rama de la química que estudia las relaciones cuantitativas de los elementos en combinación se denomina **estequiometría**. Las relaciones estequiométricas entre los diferentes elementos involucrados en los procesos relacionados con la absorción del carbono y el crecimiento de las plantas tienen una influencia importante en la circulación de nutrientes en los ecosistemas.

Debido a las relaciones similares entre la variedad de macronutrientes y micronutrientes necesarios para las plantas, la limitación de un nutriente puede afectar la circulación de todos los demás. Como ejemplo, consideremos la relación entre el carbono y el nitrógeno presentada en el inicio del Capítulo 21. Aunque el contenido de nitrógeno de una molécula de rubisco es la misma para cada planta, independientemente de la especie o el ambiente, las plantas pueden diferir en la concentración de rubisco hallada en sus hojas y, por lo tanto, en su concentración de nitrógeno (gramos de N por gramo de peso seco). Los vegetales que se desarrollan con escasa disponibilidad de nitrógeno, tendrán una tasa menor de captación de carbono y menos nitrógeno para la producción de rubisco y otros compuestos nitrogenados esenciales. A su vez, las menores concentraciones de rubisco dan como resultado tasas menores de fotosíntesis y ganancia de carbono (véase el Apartado 6.10). Esto hace que las menores concentraciones de nitrógeno en la hojarasca influyan en las tasas relativas de inmovilización y mineralización y la subsiguiente liberación de nitrógeno en el suelo en descomposición (véase el Apartado 20.5). De este modo, la disponibilidad de nitrógeno y la absorción por parte de los vegetales influye en la velocidad a la que el carbono y otros nutrientes vegetales esenciales realizan su ciclo a través del ecosistema.

De manera inversa, la variedad de otros nutrientes esenciales y factores ambientales que influyen directamente en la producción primaria y, por lo tanto, en la demanda de nitrógeno, influyen en la circulación de nitrógeno a través del ecosistema. De hecho, los ciclos de todos los nutrientes esenciales para el desarrollo vegetal y animal están conectados por las relaciones estequiométricas que definen la mezcla de sustancias químicas que conforman toda la materia viva.

Resumen

Los ciclos biogeoquímicos (22.1)

Los nutrientes fluyen desde los componentes vivos a los no vivos dentro del ecosistema y vuelven, en un ciclo perpetuo. Por medio de estos ciclos, los vegetales y los animales obtienen los nutrientes necesarios para su supervivencia y su desarrollo. Existen dos tipos básicos de ciclos biogeoquímicos: el gaseoso, representado por el oxígeno, el carbono y el nitrógeno, con reservas importantes en la atmósfera; y el sedimentario, representado por los ciclos del azufre y fósforo, cuyas principales reservas se encuentran en la corteza terrestre.

Los ciclos sedimentarios implican dos fases: soluciones salinas y rocas. Los minerales se hacen disponibles a través de la meteorización de la corteza terrestre, se introducen en el ciclo del agua como solución salina, toman diferentes rutas a través del ecosistema y finalmente regresan a la corteza terrestre por medio de la sedimentación. Todos los ciclos de los nutrientes tienen una estructura en común y comparten tres componentes básicos: entradas, circulación interna y salidas.

Entradas (22.2)

La entrada de nutrientes al ecosistema depende del tipo de ciclo biogeoquímico: gaseoso o sedimentario. La disponibilidad de los nutrientes esenciales en los ecosistemas terrestres depende en gran parte de la naturaleza del suelo. Los nutrientes que abastecen al suelo son los que transportan la lluvia, la nieve, las corrientes de aire y los animales. Las fuentes principales de nutrientes para la vida acuática son las entradas desde las tierras de alrededor (en forma de agua de drenaje, detritos y sedimentos).

Salidas (22.3)

La salida de los nutrientes del ecosistema representa una pérdida que debe ser compensada por las entradas para que no se produzca su deterioro. Las salidas pueden producirse de diferentes modos, según la naturaleza del ciclo biogeoquímico específico. Una forma importante de transporte se produce en forma de materia orgánica, que es transportada por el flujo superficial de las aguas en los ríos y arroyos. La lixiviación de los nutrientes disueltos que provienen de los suelos a las aguas subterráneas y superficiales también representa una salida significativa en algunos ecosistemas. La captura de biomasa en actividades forestales y agricultura representa una extracción permanente del ecosistema. El fuego también es una fuente importante de exportación de nutrientes en algunos ecosistemas terrestres.

Ciclos globales (22.4)

Los ciclos biogeoquímicos de los distintos ecosistemas están conectados, y por lo tanto, es importante visualizar los ciclos biogeoquímicos de los diferentes elementos desde una perspectiva global.

El ciclo del carbono (22.5)

El ciclo del carbono es inseparable del flujo de energía. El carbono es asimilado por las plantas en forma de dióxido de carbono y es consumido en forma de tejidos animales y vegetales por los heterótrofos, liberado a través de la respiración, mineralizado por los descomponedores, acumulado en la biomasa en pie y extraído hacia reservas duraderas. La tasa en la que el carbono circula a través del ecosistema depende de las tasas de producción primaria y de la descomposición. Ambos procesos son más rápidos en los ecosistemas cálidos y húmedos. En los pantanos y marismas, el material orgánico almacenado como humus o turberas circula lentamente y forma petróleo, carbón y gas natural. Algunos ciclos similares tienen lugar en los ambientes marinos y de aguas dulces.

La variación temporal del ciclo del carbono (22.6)

La circulación del carbono presenta fluctuaciones diarias y estacionales. El dióxido de carbono se acumula por la noche, cuando la respiración aumenta. Durante el día, los vegetales extraen dióxido de carbono del aire y, por lo tanto, su concentración disminuye drásticamente. Durante la estación de desarrollo, su concentración atmosférica disminuye.

El ciclo global del carbono (22.7)

El balance del carbono sobre la Tierra está estrechamente ligado a la atmósfera, a la tierra, a los océanos, y a los movimientos masivos del aire alrededor del planeta. En el océano, la superficie del agua actúa como el sitio principal de intercambio de carbono entre la atmósfera y el océano. La capacidad de las aguas superficiales para tomar CO_2 está determinada en gran parte por la reacción del CO_2 con el ion carbonato para formar bicarbonatos. La absorción de CO_2 de la atmósfera por parte de los ecosistemas terrestres está determinada por la producción bruta (fotosíntesis). Las pérdidas están en función de la respiración autotrófica y heterotrófica, esta última dominada por los descomponedores microbianos.

El ciclo del nitrógeno (22.8)

El ciclo del nitrógeno se caracteriza por la fijación del nitrógeno atmosférico por parte de las bacterias mutualistas fijadoras de nitrógeno asociadas a las raíces de muchos vegetales, en gran parte legumbres y cianobacterias. Otros procesos son la amonificación, la descomposición de los aminoácidos por parte de los organismos descomponedores para producir amonio; la nitrificación, la oxidación bacteriana del amonio en nitratos y nitritos; y la desnitrificación, la reducción de los nitratos a nitrógeno gaseoso. El ciclo global del nitrógeno sigue la ruta del ciclo local del nitrógeno que se ha presentado antes, sólo que a gran escala. La atmósfera es la mayor reserva, con cantidades comparativamente más pequeñas de nitrógeno que se encuentra en la biomasa y en los suelos de los ecosistemas terrestres. Las fuentes principales de nitrógeno para los océanos del mundo, son formas disueltas en el drenaje de agua dulce que proviene de los ríos y las que ingresan con las precipitaciones.

El ciclo del fósforo (22.9)

El ciclo del fósforo no tiene una reserva atmosférica significativa. Las reservas principales de fósforo se encuentran en las rocas y son depósitos de fosfatos naturales. El ciclo terrestre del fósforo sigue las rutas biogeoquímicas típicas. Sin embargo, en los ecosistemas marinos y de agua dulce, el ciclo del fósforo atraviesa tres estados: fósforo orgánico particulado, fosfatos orgánicos disueltos y fosfatos inorgánicos. Dentro del ciclo están implicados el fitoplancton, el zooplancton, las bacterias y los consumidores de microbios (bacteriófagos). El ciclo global del fósforo es único entre los ciclos biogeoquímicos principales porque no tiene un componente atmosférico significativo, aunque el transporte de P a través del aire se produce en forma de polvo de la tierra y del aerosol marino. Casi todo el fósforo de los ecosistemas terrestres proviene de la meteorización de los minerales de sulfato de calcio. La transferencia de fósforo desde los sistemas terrestres a los acuáticos es baja en condiciones naturales; sin embargo, la aplicación a gran escala de fertilizantes fosfatados y las aguas residuales vertidas en los ecosistemas acuáticos da como resultado un gran ingreso de fósforo en los ecosistemas acuáticos.

El ciclo del azufre (22.10)

El azufre posee fases gaseosas y sedimentarias. El azufre sedimentario proviene de la meteorización de las rocas, residuos y descomposición de la materia orgánica. Las fuentes de azufre gaseoso son descomposición de la materia orgánica, evaporación de los océanos, y erupciones volcánicas. Una porción significativa del azufre liberado hacia la atmósfera es un subproducto de la descomposición de los combustibles fósiles. El azufre entra en la atmósfera en su mayor parte como sulfuro de hidrógeno, el cual se oxida rápidamente como dióxido de azufre, SO_2. El dióxido de azufre reacciona con la humedad en la atmósfera para formar ácido sulfúrico, transportado a la tierra con las precipitaciones. Las plantas lo incorporan como aminoácidos con azufre. El consumo, la excreción y la muerte transportan el azufre de vuelta a los sedimentos acuáticos y del suelo, donde las bacterias lo liberan en forma inorgánica.

El ciclo global del azufre (22.11)

El ciclo global del azufre es una combinación de ciclos sedimentarios y gaseosos, debido a que el azufre posee reservas en la corteza terrestre y en la atmósfera. El ciclo del azufre supone una fase sedimentaria a largo plazo en la cual el azufre que está inmovilizado en depósitos orgánicos e inorgánicos, se libera mediante la meteorización y la descomposición y es transportado a los ecosistemas terrestres y acuáticos en solución salina. La mayor parte del azufre aparece primero en la fase gaseosa como un gas volátil; el sulfuro de hidrógeno (H_2S), que en la atmósfera se oxida rápidamente para formar dióxido de azufre. Una vez en forma soluble, el azufre es absorbido por las plantas e incorporado a los compuestos orgánicos. La excreción y la muerte devuelven el azufre del material viviente al suelo y hacia el fondo de lagunas, lagos y mares, donde las bacterias reductoras de sulfatos lo liberan como sulfuro de hidrógeno o como sulfato.

El ciclo del oxígeno (22.12)

El oxígeno, el subproducto de la fotosíntesis, es químicamente muy activo. Se combina con una amplia variedad de sustancias químicas en la corteza de la tierra y reacciona espontáneamente con los compuestos orgánicos y las sustancias reducidas. Está involucrado en la oxidación de los carbohidratos en el proceso de la respiración, liberando energía, dióxido de carbono y agua.

La reserva atmosférica actual del oxígeno se mantiene en un equilibrio dinámico entre la producción de oxígeno en la fotosíntesis y su consumo en la respiración. Un constituyente importante del reservorio atmosférico de oxígeno es el ozono (O_3).

Los ciclos biogeoquímicos están conectados (22.13)

Todos los ciclos biogeoquímicos están conectados ya que los nutrientes que circulan son todos componentes de los organismos vivos que constituyen la materia orgánica. Las relaciones estequiométricas entre los distintos elementos involucrados en los procesos vegetales relacionados con la absorción del carbono y el desarrollo vegetal tienen una importante influencia en la circulación de nutrientes dentro del ecosistema.

Preguntas de estudio

1. ¿Cómo están involucrados los procesos de fotosíntesis y descomposición en el ciclo del carbono?
2. En las zonas templadas, la concentración atmosférica del dióxido de carbono ¿es mayor durante el día o durante la noche? ¿Por qué?
3. Describa los siguientes procesos del ciclo del nitrógeno: fijación, amonificación, nitrificación y desnitrificación.
4. ¿Qué mecanismos biológicos y no biológicos son los responsables de la fijación del nitrógeno?
5. ¿Cuál es la fuente de azufre en el ciclo del azufre? ¿Por qué el ciclo del azufre posee características de ciclos gaseosos y de ciclos sedimentarios?
6. ¿Cuál es la fuente del fósforo en el ciclo del fósforo?
7. ¿Cuál es la fuente principal de fósforo en los ecosistemas acuáticos?
8. ¿Cuál es el papel de la fotosíntesis y la descomposición en el ciclo del oxígeno?

Bibliografía adicional

Aber, J. D. 1992. Nitrogen cycling and nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 7:220-3.

Este manuscrito ofrece una excelente introducción al concepto y consecuencias de la saturación del nitrógeno en los ecosistemas terrestres.

Post, W. M., T. H. Peng, W. R. Emanuel, A. W. King, V. H. Dale, y D. L. DeAngelis. 1990. The global carbon cycle. *American Scientist* 78:310-26.

Una excelente reseña actualizada del ciclo global del carbono; lo que conocemos y lo que no conocemos sobre éste.

Schlesinger, W. H. 1997. *Biogeochemistry: An analysis of global change,* 2nd ed. London: Academic Press.

Un espléndido texto que trata el tema de los ciclos biogeoquímicos. Proporciona un excelente estudio sobre la circulación de nutrientes tanto en los ecosistemas acuáticos como en los terrestres.

Sprent, J. I. 1988. *The ecology of the nitrogen cycle.* New York: Cambridge Univ. Press.

Este texto proporciona una perspectiva ecológica de los procesos supuestos en el ciclo del nitrógeno.

Vitousek, P. M., J. Aber, R. W. Howarth, G. E. Likens, P. A. Matson, D. W. Schindler, W. H. Schlesinger, y G. D. Tilman. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications* 7:737-50.

Un excelente estudio de cómo las actividades humanas han cambiado el ciclo del nitrógeno.

Octava parte | Ecología biogeográfica

Capítulo 23 Ecosistemas terrestres P. 520
Capítulo 24 Ecosistemas acuáticos P. 546
Capítulo 25 Transiciones tierra-agua P. 569
Capítulo 26 Patrones a gran escala de diversidad biológica P. 585

El siglo XIX fue testigo de la era dorada del explorador naturalista, y los trópicos eran la frontera de las ciencias naturales. Los jóvenes naturalistas como Alfred Russel Wallace, Henry Walter Bates, Joseph Hooker, Alexander Von Humboldt y Charles Darwin recorrieron los trópicos, catalogando su sorprendente serie de plantas y animales. Durante 11 años en Brasil, Henry Bates recolectó unas 14.712 especies de animales, de las cuales más de 8.000 eran desconocidas para la ciencia hasta entonces. Para alguien que había sido formado en la zona templada, la diversidad biológica de los trópicos provocó una gran admiración.

Sin embargo, estos jóvenes naturalistas quedaron impresionados no sólo por la diversidad de vida encontrada, sino también por la apariencia y naturaleza similar de los organismos hallados en regiones geográficamente diferentes; una similitud que parecía enlazar forma y función. Por ejemplo, la ardilla voladora del Este de América del Norte (roedor) y el planeador del azúcar australiano (marsupial) son especies no relacionadas que habitan en la bóveda de los bosques en lugares distantes, sin embargo su apariencia es notablemente similar (Figura 1). Las dos especies tienen una cola chata y tupida y una prolongación de piel entre la pata delantera y la trasera. Esta forma corporal les posibilita planear de rama en rama.

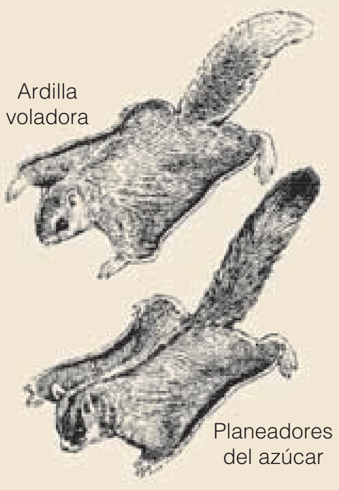


Figura 1 | La convergencia adaptativa de especies no relacionadas evidencia relaciones similares entre forma y función. Tanto un roedor de América del Norte, la ardilla voladora, como un marsupial australiano, el planeador del azúcar, cuentan con una cola chata y tupida y con una prolongación de piel entre la pata delantera y la pata trasera que les permite planear de una rama de árbol a otra.

La relación observada entre forma y función por parte de los primeros naturalistas no se limitaba a los animales. Uno de los patrones de similitud más llamativos que observaron estos primeros exploradores fue que las regiones geográficamente distintas caracterizadas por climas similares presentaban tipos similares de comunidades vegetales. Observe las fotografías de dos regiones desérticas en el Sur de África y en Australia que aparecen en la Figura 2. Ambas regiones tienen un clima similar con precipitación estacional baja. A pesar de que las especies vegetales que ocupan estos dos ecosistemas desérticos de matorral son diferentes, los matorrales enanos y la estructura física de las comunidades vegetales son muy similares en cuanto a su apariencia y función. Por lo tanto, los primeros naturalistas se encontraron frente a dos observaciones conflictivas que necesitaban una explicación. Por un lado, era necesario un mecanismo para explicar la sorprendente variación observada entre plantas y animales (diversidad). Por otro lado, era necesaria una explicación para la similitud observada entre especies diferentes y no relacionadas entre sí que presentaban comportamientos similares (tales como la ardilla voladora y el planeador del azúcar) o habitaban tipos de ambientes similares (tales como los matorrales enanos de los desiertos de matorral).

A pesar de que la teoría de Darwin de la selección natural presentada en el Capítulo 2 se centra principalmente en explicar el mecanismo por el cual la diversidad (diferencias entre las especies) puede surgir de un antepasado común, la teoría ofrece una segunda explicación para las características similares observadas en vegetales y animales que se

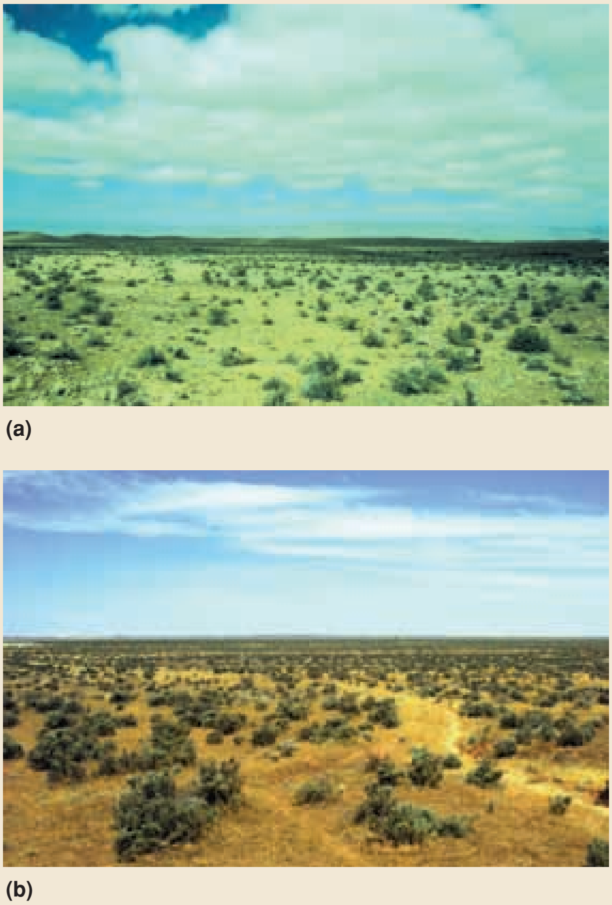


Figura 2 | Ecosistemas desérticos de matorral: **(a)** Desierto Karoo en África del Sur, **(b)** Nueva Gales del Sur occidental, Australia. Los dos lugares se caracterizan por la precipitación baja y estacional.

encuentran en regiones geográficamente diferentes: la de convergencia adaptativa. Los biólogos evolutivos utilizan el término **convergencia adaptativa** para describir la evolución independiente de una característica similar en dos especies diferentes que no derivan de un ancestro común y reciente. Debe recordarse que la selección natural esencialmente es un proceso de dos pasos: (1) la producción de una variación de alguna característica entre los individuos de la población, (2) que da como resultado diferencias entre los individuos respecto a su supervivencia y reproducción. Se trata de procesos aleatorios de mutación y recombinación genética que dan lugar a la variación, pero es la necesidad de adaptación a las condiciones ambientales predominantes (y a menudo cambiantes) la que guía la mano invisible del diseño.

Los procesos físicos tratados en los Capítulos 3 al 5 dan lugar a los patrones de amplia escala de clima y ambiente abiótico en la Tierra. Estos procesos trascienden a los océanos, continentes, cadenas montañosas y barreras geográficas que funcionan como mecanismos de aislamiento en el proceso evolutivo. La similitud entre los desiertos de matorral del África Sudoriental y Australia que aparecen en la Figura 2 refleja la forma y la función similares de las especies vegetales que se han adaptado a estos ecosistemas distantes, especies que se desarrollaron de modo independiente pero en condiciones rigurosas similares impuestas por el ambiente físico.

La similitud observada en la estructura de las comunidades vegetales que se encuentran en ambientes geográficamente distantes pero físicamente similares llevó a los geógrafos vegetales del siglo XIX J. F. Schouw, A. deCandolle y A. F. W. Schimper a hacer una correlación entre la distribución de la vegetación y el clima. En primer lugar, observaron que el mundo podía dividirse en zonas que representan categorías amplias de vegetación, categorías que se definieron porque tenían una apariencia física similar (fisionomía): desiertos, praderas y bosques de coníferas (templados y tropicales). A estas categorías las llamaron **formaciones**. En segundo lugar, observaron que las regiones de la Tierra que estaban ocupadas por un tipo determinado de formación vegetal se caracterizaban por tener un clima similar. Sus observaciones condujeron al desarrollo de una comprensión general de los factores que controlan la distribución de la vegetación a nivel global.

Estos primeros estudios que relacionan la distribución global de la vida vegetal (y posteriormente la vida animal) con el clima se desarrollaron originando el campo de la biogeografía. La **biogeografía** es el estudio de la distribución espacial o geográfica de los organismos, tanto en el pasado como en el presente. Su objetivo consiste en describir y comprender los procesos responsables de muchos patrones en la distribución de especies y grupos taxonómicos más grandes (género, familia, etc.). La biogeografía histórica se ocupa de la reconstrucción del origen, la dispersión y la extinción de diversos grupos taxonómicos. La biogeografía ecológica se ocupa del estudio de la distribución de los organismos contemporáneos, y es un tema que se tratará en la Octava parte. Primero, exploraremos la distribución a gran escala de lo que los primeros geógrafos vegetales denominaron formaciones pero que en la actualidad generalmente denominamos *biomas* (véase la introducción al Capítulo 23). Con el fin de encuadrar esta discusión, podemos volver a la dicotomía de dividir los ambientes de la Tierra en las categorías terrestre (Capítulo 23) y acuática (Capítulo 24) propuesta en la Tercera parte. A ello agregaremos una categoría adicional para incluir aquellos ambientes que forman un ecotono o zona de transición entre la tierra y el agua (Capítulo 25). Estos capítulos reflejan una ecología de lugar, examinando el modo en el que los procesos y modelos o patrones que hemos tratado hasta el momento en el texto se reflejan en las diferentes regiones del mundo.

Finalizaremos nuestro estudio de la ecología biogeográfica con la observación de los modelos de diversidad biológica en la Tierra, tanto en tiempo como en espacio (Capítulo 26).

Capítulo 23 | Ecosistemas terrestres

23.1 Los ecosistemas terrestres reflejan las adaptaciones de las formas de vida vegetal predominantes
23.2 Las selvas tropicales caracterizan la zona ecuatorial
23.3 Las sabanas tropicales son características de las regiones semiáridas con lluvia estacional
23.4 Los desiertos representan un grupo de ecosistemas diverso
23.5 Los climas mediterráneos contienen formaciones arbustivas templadas
23.6 Los ecosistemas forestales predominan en las regiones más húmedas de la zona templada
23.7 Los ecosistemas de pradera de la zona templada varían con el clima y la geografía
23.8 Los bosques de coníferas predominan en las zonas templadas, frías y boreales
23.9 La precipitación baja y las temperaturas frías definen la tundra ártica

En 1939, los ecólogos F. E. Clements y V. E. Shelford introdujeron un enfoque para combinar la distribución a amplia escala tanto de plantas como de animales relacionados en un sistema de clasificación único. Clements y Shelford llamaron a estas unidades bióticas **biomas**. Los biomas se clasifican según los tipos de plantas predominantes y, según la precisión con la que se clasifiquen los biomas, existen un mínimo de ocho tipos principales de biomas terrestres: bosque tropical, bosque templado, bosque de coníferas (taiga o bosque boreal), sabana tropical, praderas templadas, chaparral (formaciones arbustivas), tundra y desierto. Estas amplias categorías reflejan la contribución relativa de tres formas de vida vegetal generales: árboles, arbustos y gramíneas. Una bóveda cerrada de árboles caracteriza a los ecosistemas forestales. Los ecosistemas de monte y sabana se caracterizan por el copredominio de las gramíneas y los árboles (o arbustos). Tal y como se puede deducir de sus nombres, los arbustos son la forma vegetal predominante en las formaciones arbustivas y las gramíneas en las praderas. El desierto constituye una categoría general utilizada para describir la escasez de cubierta vegetal.

Cuando el ecólogo de la vegetación Robert Whittaker, de la Universidad de Cornell, trazó estos tipos de bioma en gradientes de temperatura media anual y precipitación media anual, halló que formaban un patrón climático distintivo, tal y como se representa en la Figura 23.1. Tal y como indica el gráfico, los límites entre los biomas son amplios y, a menudo, difusos, ya que se mezclan entre sí. Además del clima, otros factores tales como la topografía, los suelos y la exposición a perturbaciones, tales como los incendios, pueden influir en relación al tipo de bioma que ocupa un área.

Si trazamos la relación entre la temperatura y la precipitación media anual para lugares de la superficie terrestre, surge otro patrón general del análisis de Whittaker respecto de la relación entre los biomas y el clima. El intervalo de valores observados para la precipitación media anual dismi-

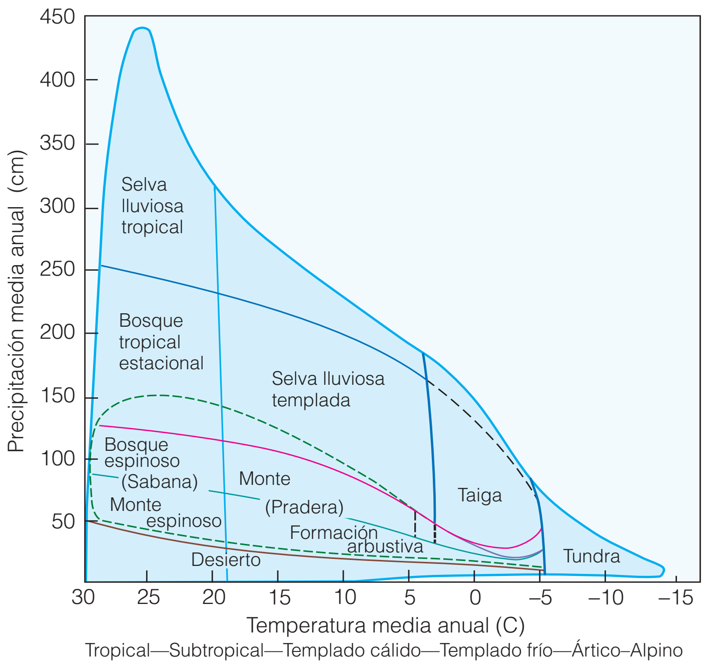


Figura 23.1 | El patrón de los biomas terrestres en relación con la temperatura y la humedad. Donde el clima varía, el suelo puede desplazar el balance entre tipos. La línea punteada encierra los ambientes en los cuales predominan ya sean las praderas o uno de los tipos en los que pueden predominar las plantas leñosas. (Adaptado de Whittaker, 1970.)

nuye al disminuir la temperatura media anual (fíjese en que el rango de biomas definido por la precipitación sobre el eje *y* disminuye con la disminución de las temperaturas a lo largo del eje *x*). En términos geográficos, esta relación indica una disminución en el intervalo de las condiciones ambientales definidas por la disponibilidad de humedad cuando se va desde los trópicos a las regiones templadas y árticas (véase la indicación sobre el eje *x* de la Figura 23.1 y la Figura 3.16). Esto refleja el patrón latitudinal sistemático de las condiciones ambientales tratadas en el Capítulo 3 que constituyen un resultado directo de las variaciones estacionales en la incidencia de radiación solar a la superficie terrestre. La temperatura media anual disminuye desde el Ecuador hacia los polos, como también ocurre con la variación estacional en las temperaturas (y duración del día) (véase la Figura 3.5). El resultado es una disminución en la estación de crecimiento (período en el cual pueden mantenerse la fotosíntesis y el crecimiento de los vegetales).

La variación sistemática en el clima con la latitud no se limita a la temperatura. La precipitación media anual disminuye al incrementar la latitud (véase la Figura 3.15) debido a la interacción entre la humedad y la temperatura (véase el Apartado 3.6). Al disminuir las temperaturas, disminuye la cantidad de humedad que puede mantenerse en el aire (véase la Figura 3.15), reduciéndose la cantidad total de precipitación. Como se verá en los siguientes apartados, estos patrones de clima sistemáticos alrededor de la Tierra dirigen la distribución general de biomas terrestres en la superficie terrestre.

23.1 | Los ecosistemas terrestres reflejan las adaptaciones de las formas de vida vegetal predominantes

Dado que la amplia clasificación de biomas terrestres presentados en la Figura 23.1 (bosque, monte/sabana, formación arbustiva y praderas) refleja la contribución relativa de las tres formas de vida vegetal generales (árboles, arbustos y gramíneas), la pregunta sobre qué es lo que controla la distribución de biomas en relación al clima se convierte en la siguiente: ¿Por qué existen patrones o modelos uniformes en la distribución y abundancia de estas tres formas de vida vegetal predominantes que se relacionan con el clima y el ambiente físico? La respuesta a esta pregunta se encuentra en las adaptaciones que representan estas tres formas de vida vegetal tan diferentes y las ventajas y restricciones que surgen de estas adaptaciones en diferentes condiciones ambientales.

A pesar de que cada una de las amplias categorías de gramíneas, arbustos y árboles representa un rango diverso de especies y características, éstas representan fundamentalmente patrones diferentes de distribución del carbono y de morfología (véase el Capítulo 6). Las gramíneas distribuyen menos carbono para la producción de tejidos de soporte (tallos) en comparación con las plantas leñosas (arbustos y árboles), lo que les permite mantener una proporción más elevada de sus biomasas en los tejidos fotosintéticos (hojas). En el caso de las plantas leñosas, los arbustos distribuyen un porcentaje más bajo de sus recursos a los tallos en comparación con los árboles. La producción de tejido leñoso ofrece la ventaja de altura y acceso a la luz, pero también tiene el coste asociado del mantenimiento y de la respiración. Si este coste no se puede compensar mediante la ganancia de carbono a través de la fotosíntesis, la planta no podrá mantener un balance de carbono positivo y morirá (véase el Capítulo 6, Figura 6.5). Como resultado de esto, a medida que las condiciones ambientales se vuelven adversas para la fotosíntesis (sequía, concentraciones bajas de nutrientes o estación de crecimiento corta y temperaturas bajas), tanto la altura como la densidad de los árboles disminuirán hasta que estos no puedan seguir siendo un componente de la comunidad vegetal.

Dentro de las amplias clases de ecosistemas forestales y de monte en los cuales los árboles son predominantes o copredominantes, la forma de la hoja es otra característica vegetal que utilizan los ecólogos para clasificar los ecosistemas. Las hojas se pueden clasificar en dos categorías amplias por su longevidad. Las hojas que viven sólo un año o durante la estación de crecimiento se clasifican como **caducas**, mientras que aquellas que viven más de un año se denominan **perennes**. La hoja caducifolia es característica de ambientes con una estación de crecimiento definida. Las hojas, por lo común, caen al término de la estación de crecimiento y luego vuelven a crecer al comienzo de la próxima. Las hojas caducifolias se dividen, a su vez, en dos categorías según el período de letargo. Las plantas caducifolias de invierno son características de las regiones templadas donde el período de letargo corresponde a temperaturas bajas (inferiores a congelación) (Figura 23.2a,b). Las plantas caducifolias de periodos de sequía son características de ambientes con lluvia estacional, especialmente en las regiones subtropical y tropical, donde las hojas caen durante el período seco (Figura 23.2c,d). La ventaja del hábito caducifolio es que la planta no tiene el coste adicional del man-

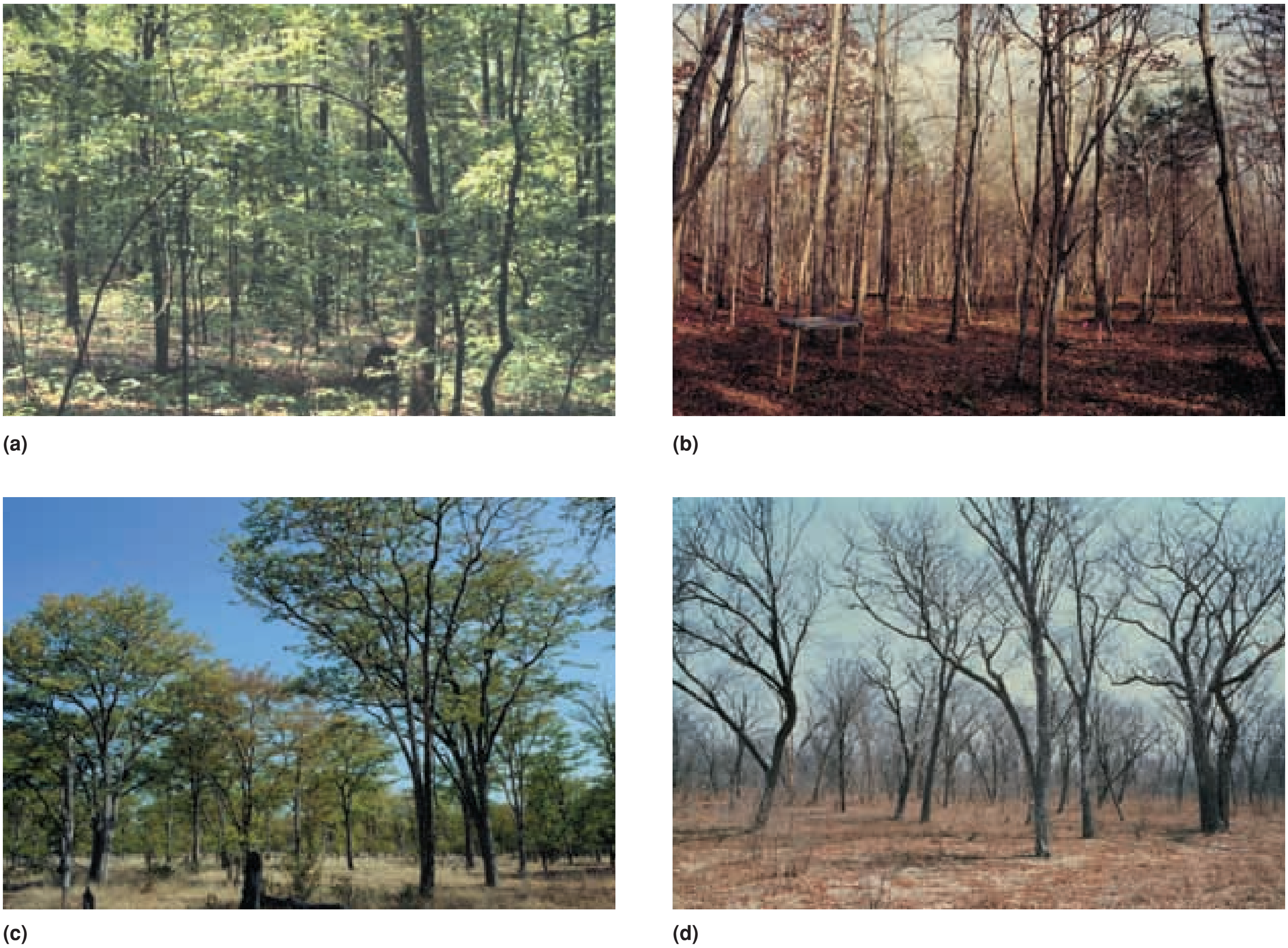
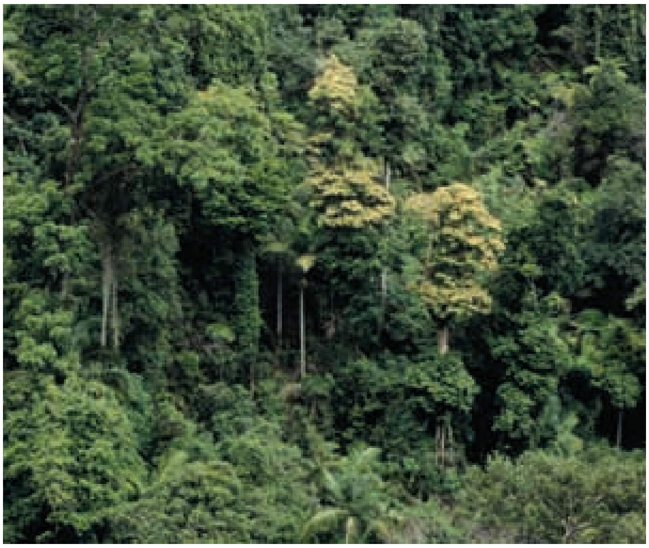


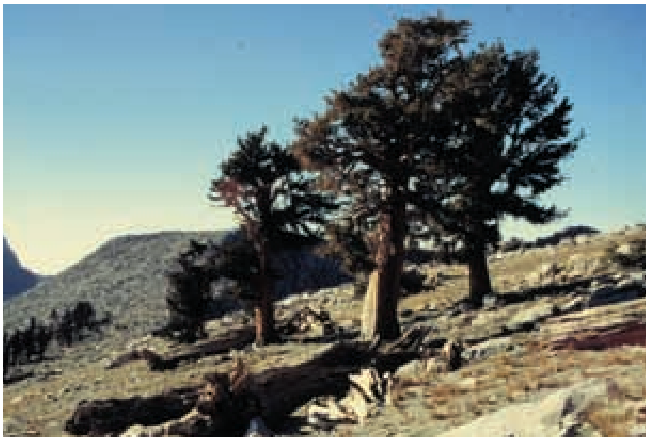
Figura 23.2 | Ejemplos de árboles caducifolios de invierno y de periodos de sequía. Bosque caducifolio templado en Virginia central durante las estaciones de **(a)** verano y **(b)** invierno. Monte/sabana semiárida en Zimbabwe, África, durante las estaciones **(c)** de lluvia y **(d)** seca.

tenimiento y de la respiración durante un período del año en el cual las condiciones ambientales restringen la fotosíntesis.

De modo similar, las hojas perennes pueden clasificarse en dos categorías amplias. El tipo de hoja perenne ancha (Figura 23.3a) es característica de los ambientes en los que no hay una estación de crecimiento definida en la que la fotosíntesis y el crecimiento se mantienen todo el año, tales como la selva lluviosa tropical. La forma de hoja perenne aciculifolia (Figura 23.3b) es característica de los ambientes en los que la estación de crecimiento es muy corta (latitudes septentrionales) o la disponibilidad de nutrientes restringe fuertemente la fotosíntesis y el crecimiento de la planta. Para explicar la adaptación de esta forma de hoja, se ha propuesto un modelo económico simple (véase el Capítulo 6). La producción de una hoja tiene un «coste» para la planta que puede definirse en términos de carbono y otros nutrientes necesarios para construir la hoja. El tiempo necesario para recuperar el coste de producción (carbono) será una función de la velocidad de la fotosíntesis neta (ganancia de carbono). Si las condiciones ambientales dan como resultado velocidades bajas de fotosíntesis neta, el período de tiempo necesario para recuperar el coste de producción será mayor. Si la velocidad de la fotosíntesis es lo suficientemente baja, es posible que no pueda recuperarse el coste durante el período de una sola estación de crecimiento. Una planta adaptada a tales condiciones ambientales no puede «darse el lujo» de tener una forma de hoja caduca, que requiere la producción de hojas nuevas todos los años. Sin embargo, es posible que las hojas de los árboles perennifolios sobrevivan varios años. Por lo tanto, según este modelo, podemos ver a las especies perennifolias como plantas adaptadas para la supervivencia en un ambiente con una estación de crecimiento definida, donde las condiciones limitan la capacidad de la planta para producir carbono suficiente mediante la fotosíntesis durante la estación de crecimiento para pagar el coste de la producción de hojas.



(a)



(b)

Figura 23.3 | Ejemplos de árboles perennifolios. **(a)** Los árboles perennifolios de hoja ancha predominan en la bóveda de esta selva lluviosa tropical en Queensland, Australia. **(b)** Árboles perennifolios aciculifolios (pino cola de zorro) que habitan en esta zona de altitud elevada de la Sierra Nevada en el Oeste de América del Norte.

Si se combinan la clasificación simple de las formas de vida vegetal y el tipo de hoja con los patrones de clima a gran escala presentados con anterioridad, podemos comenzar a entender la distribución de los tipos de bioma relativos a los ejes de temperatura y precipitación mostrados en la Figura 23.1. En los ecosistemas característicos de los climas cálidos y húmedos que no cuentan con una estacionalidad definida predominan los árboles perennifolios de hoja ancha y se les denomina selvas lluviosas tropicales (y subtropicales). A medida que las condiciones se vuelven más secas, con una estación seca definida, el hábito perennifolio de hoja ancha da lugar a árboles caducifolios de periodos de sequía que caracterizan a los bosques tropicales estacionales. A medida que la precipitación disminuye más, la estatura y la densidad de estos árboles disminuye, dando lugar a los montes y las sabanas que se caracterizan por la coexistencia de árboles (arbustos) y gramíneas. A medida que la precipitación va disminuyendo, los árboles ya no pueden mantenerse, por lo que se desarrollan formaciones arbustivas áridas (monte espinoso) y desierto.

El eje de temperatura representa el gradiente latitudinal desde el Ecuador hasta los polos (véanse las indicaciones geográficas sobre el eje x de la Figura 23.1). Trasladándose de los bosques perennifolios de hoja ancha de los trópicos húmedos hacia los ambientes estacionales, más frescos de las regiones templadas, los árboles predominantes son caducifolios de invierno. Estas son las regiones de bosque templado de caducifolios. En áreas de la región templada, donde la precipitación es insuficiente para sustentar árboles, las gramíneas son las que predominan, dando lugar a las praderas de América del Norte y a las estepas de Eurasia. Según nos vamos acercando a los polos, los bosques templados de caducifolios dan paso a los bosques dominados por aciculifolios de la región boreal (bosque de coníferas o taiga). A medida que las temperaturas se vuelven más extremas y la estación de crecimiento más corta, los árboles ya no pueden mantenerse, por lo que los arbustos bajos y las gramíneas características de la tundra dominan los paisajes de los ecosistemas de la región ártica.

En los siguientes apartados, examinaremos las ocho categorías principales de biomas terrestres descritos en la Figura 23.1, haciendo hincapié en su geografía y características físicas y biológicas únicas.

23.2 | Las selvas tropicales caracterizan la zona ecuatorial

Las selvas tropicales se limitan principalmente a la zona ecuatorial entre las latitudes 10°N y 10°S (Figura 23.4), donde las temperaturas son cálidas todo el año y llueve casi a diario (véase Cuantificando la ecología: Climodiagrama). La región más grande y continua de selva lluviosa en el mundo es la cuenca del Amazonas, en América del Sur. La segunda más grande se encuentra ubicada en el Sudeste asiático. La tercera región principal de selva lluviosa en orden de importancia se encuentra en África Occidental alrededor del Golfo de Guinea, en la cuenca del Congo. Existen selvas lluviosas de menores dimensiones a lo largo de la costa Nororiental de Australia (Figura 23.5), el lado de barlovento de las Islas Hawaianas, las Islas de Pacífico Sur, la costa Este de Madagascar, el Norte de América del Sur y el Sur de América Central.

El clima de las regiones de selva tropical varía geográficamente pero se caracteriza en general por una temperatura media superior a los 18 °C a lo largo de todos los meses y una precipitación mínima mensual superior a 60 mm. Dentro de la zona forestal de las tierras bajas, las temperaturas medias anuales por lo común superan los 25 °C con un intervalo anual inferior a 5 °C.

Las selvas lluviosas tropicales tienen una gran diversidad de vida vegetal y animal. Cubriendo sólo el siete por ciento de la superficie terrestre, las selvas lluviosas tropicales cuentan con más del cincuenta por ciento de todas las especies vegetales y animales conocidas. Existen miles de especies arbóreas. En un área de 10 km^2 de selva lluviosa

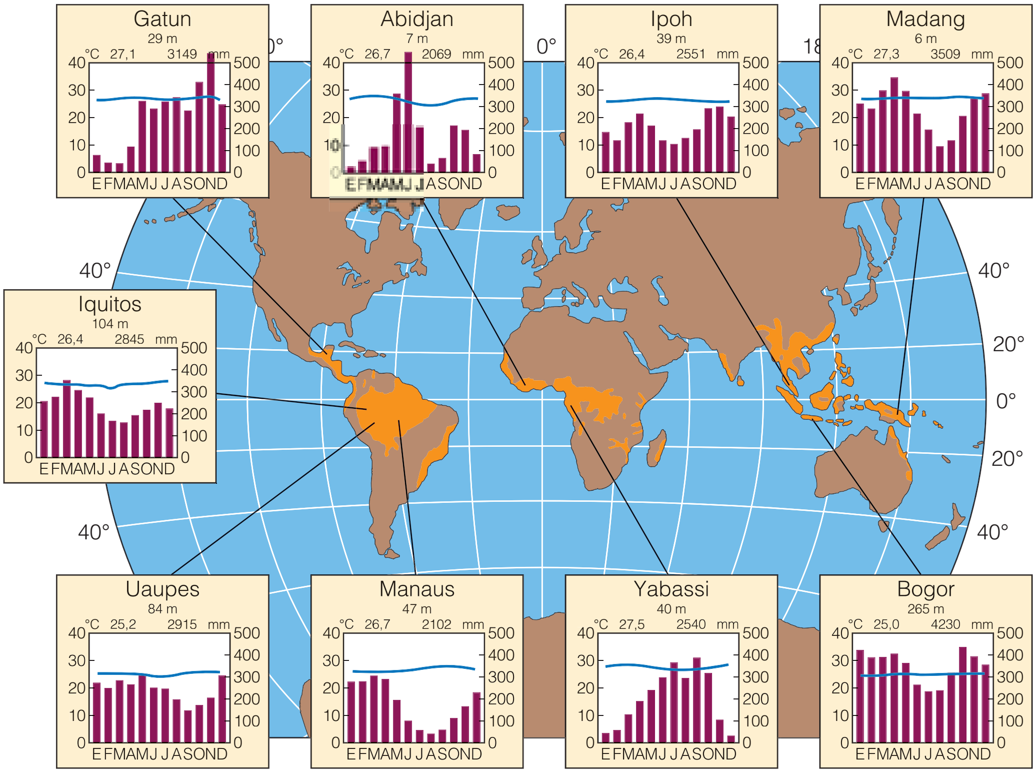


Figura 23.4 | Distribución geográfica de los ecosistemas de bosques tropicales del mundo y climodiagramas asociados que muestran los patrones a largo plazo de temperatura y precipitación mensual para los lugares seleccionados. (Adaptado de Archibold 1995.)

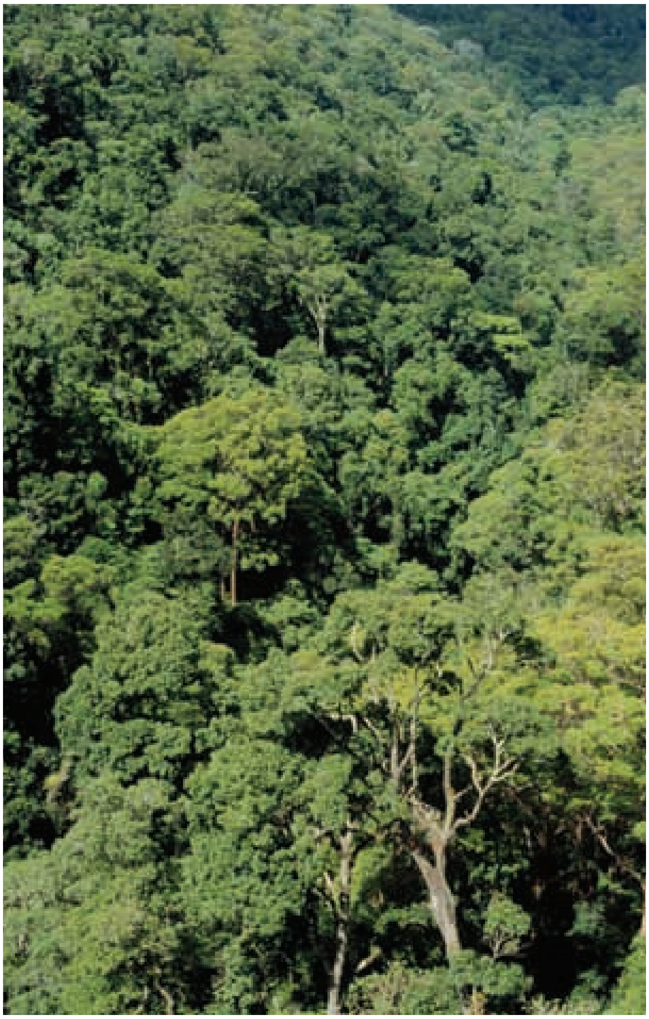


Figura 23.5 | Selva húmeda tropical del noreste de Australia.

tropical puede haber 1.500 especies de angiospemas y hasta 750 especies de árboles. El área más rica es la selva tropical de tierras bajas de la Malasia peninsular, que cuenta con unas 7.900 especies.

Alrededor del 90 por ciento de la totalidad de las especies de primates viven en las selvas tropicales del mundo. Sesenta y cuatro especies de primates del Nuevo Mundo, pequeños y con cola prensil, viven en los árboles. Los bosques indo-malayos están habitados por un gran número de primates, muchos de los cuales tienen una distribución limitada dentro de la región. El orangután, un mono arbóreo, se encuentra confinado a la isla de Borneo. En la Malasia peninsular hay siete especies de primates, inclusive tres gibones, dos langures y dos macacos. El macaco de cola larga es común en bosques perturbados o secundarios, y el macaco cola de cerdo es una especie terrestre, adaptable a los asentamientos humanos. La selva lluviosa tropical de África alberga gorilas de montaña y chimpancés. La reducida selva lluviosa de Madagascar cuenta con 39 especies de lemures.

Las selvas tropicales pueden tener cinco estratos verticales (Figura 23.6): árboles emergentes, bóveda superior alta, estrato de árboles bajos, sotobosque de arbustos y una capa de suelo compuesta por hierbas y helechos. En la selva tropical son evidentes las lianas o enredaderas que crecen de forma ascendente hacia la bóveda, las epífitas que crecen en los troncos y las ramas, y enredaderas que crecen de forma descendente desde la bóveda hacia el suelo. Muchos árboles grandes desarrollan unas prolongaciones de su tronco en forma de tabla denominadas contrafuertes. Estos funcionan como raíces de apoyo, ofreciendo soporte a los árboles cuya raíz se encuentra en tierras poco profundas y de anclaje pobre. El suelo de una selva lluviosa tropical está espesamente entrelazado por muchas raíces, tanto grandes como pequeñas, que forman una capa densa en el suelo.

Las condiciones de calor y humedad continuos en las selvas lluviosas provocan una fuerte meteorización química y una rápida lixiviación de los materiales solubles. Los suelos característicos son los oxisoles, muy desgastados y sin horizontes definidos. Los ultisoles pueden desarrollarse en áreas con un régimen de mayor precipitación estacional y, por lo común, se asocian a regiones boscosas que muestran déficits estacionales de humedad del suelo. Además, las áreas con actividad volcánica de algunas zonas de Asia central y Sudoriental, donde los depósitos recientes de cenizas se meteorizan con rapidez, se caracterizan por los andisoles (véase la Figura 5.11).

Las condiciones más cálidas y húmedas de la selva lluviosa tropical dan como resultado tasas elevadas de producción primaria neta y las subsiguientes tasas anuales elevadas de incorporación de hojarasca al suelo del bosque. Sin embargo, es poca la hojarasca que se acumula dado que los descomponedores consumen la materia orgánica muerta casi tan rápidamente como ésta cae al suelo del bosque. La mayoría de los nutrientes disponibles para su absorción por parte de las plantas son el resultado de la materia orgánica descompuesta rápidamente que va cayendo continuamente a la superficie. Estos nutrientes, sin embargo, son absorbidos con rapidez por las plantas en crecimiento. El tiempo medio para la descomposición de la hojarasca es de 24 semanas.

Si avanzamos desde la zona ecuatorial hacia las regiones de los trópicos que se caracterizan por una mayor estacionalidad en la precipitación, los bosques de plantas perennifolias de hoja ancha son reemplazados por los bosques secos tropicales. Los bosques secos tropicales pasan por una estación seca, cuya duración depende de la latitud. Cuanto más distante del Ecuador se encuentra el bosque, más prolongada es la estación seca, en algunas áreas de hasta 8 meses. Durante la estación seca, los arbustos y los árboles caducifolios en época seca pierden sus hojas. Antes del comienzo de la temporada de lluvias, que puede ser mucho más húmeda que la época más húmeda de la selva

Cuantificando la ecología 23.1 | Climodiagramas

Tal como se ilustra en la Figura 23.1, la distribución de los biomas terrestres está estrechamente relacionada con el clima. Las medidas de clima regional utilizadas en el gráfico de Whittaker (Figura 23.1) son la precipitación y la temperatura media anual. Sin embargo, tal como veremos al tratar los distintos tipos de biomas, otros aspectos del clima también influyen en la distribución de los ecosistemas terrestres, a saber, la estacionalidad de la temperatura y de la precipitación. Además, características topográficas tales como las montañas y los valles ejercen influencia sobre el clima de una región. Para ayudar a comprender la relación existente entre el clima regional y la distribución de los ecosistemas terrestres, por cada bioma que se trata en este capítulo (selva tropical, sabana, etc.) se presentará un mapa donde puede apreciarse su distribución global. Junto con el mapa habrá una serie de climodiagramas. Los diagramas describen el clima local en lugares representativos del mundo donde se encuentra ese tipo de bioma particular. A continuación se presenta un climodiagrama representativo (Figura 1). El diagrama ha sido marcado para interpretar de forma más fácil la información que ofrece. Al estudiar el diagrama, deberá prestarse atención especial a los patrones de estacionalidad ●

1. En la Figura 23.7, ¿Cuál es la característica distintiva de los climodiagramas para estos sistemas de sabana tropical?
   ¿De qué modo difieren los patrones entre sitios en los Hemisferios Norte y Sur? ¿Qué característica del sistema climático de la Tierra tratado en el Capítulo 3 es el responsable de estos patrones distintivos?
2. En la Figura 23.12, ¿Qué característica del clima es común a la totalidad de los ecosistemas mediterráneos?

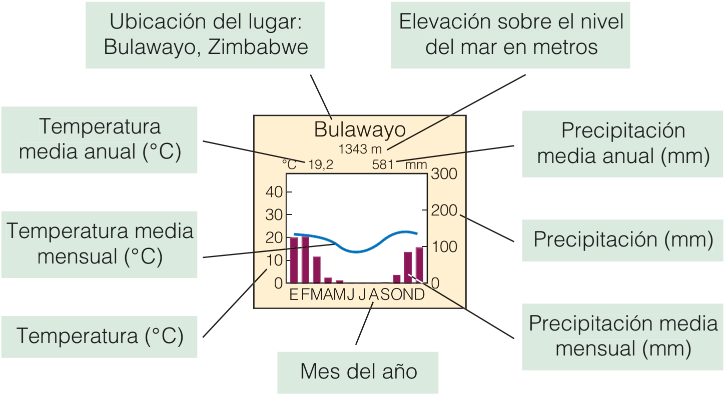


Figura 1 | Climodiagrama para Bulawayo, Zimbabwe. Por estar en el Hemisferio Sur, los meses de invierno más fríos tienen lugar durante el período mayo-agosto. Adviértase que la estación seca se desarrolla durante los meses de invierno, dando comienzo la estación de lluvias en octubre (primavera) y prolongándose durante los meses de verano.

lluviosa, los árboles comienzan a echar hojas. Durante la estación húmeda, el paisaje se vuelve verde de modo uniforme.

La proporción más grande de bosques secos tropicales se encuentra en África y América del Sur, al Sur de las zonas dominadas por la selva lluviosa. Estas regiones están influenciadas por la migración estacional de la Zona de Convergencia Intertropical (véase la Figura 3.16). Además, las áreas de América Central, el Norte de Australia, India, y Asia Sudoriental también son clasificadas como bosque seco tropical. Gran parte del bosque original, en especial en América Central e India, se ha convertido en tierra dedicada a la agricultura y en pastos.

23.3 | Las sabanas tropicales son características de las regiones semiáridas con lluvia estacional

El término *sabana* se utilizaba originariamente para describir las áreas sin árboles de América del Sur. En la actualidad el término se aplica generalmente a una serie de tipos de vegetación que se encuentra en los trópicos y subtrópicos más secos caracterizados por una cubierta del suelo compuesta por gramíneas con arbustos y árboles dispersos. La sabana incluye una serie de tipos de vegetación que representan un continuo en aumento de cubierta de vegetación leñosa, desde la pradera abierta a arbustos o árboles

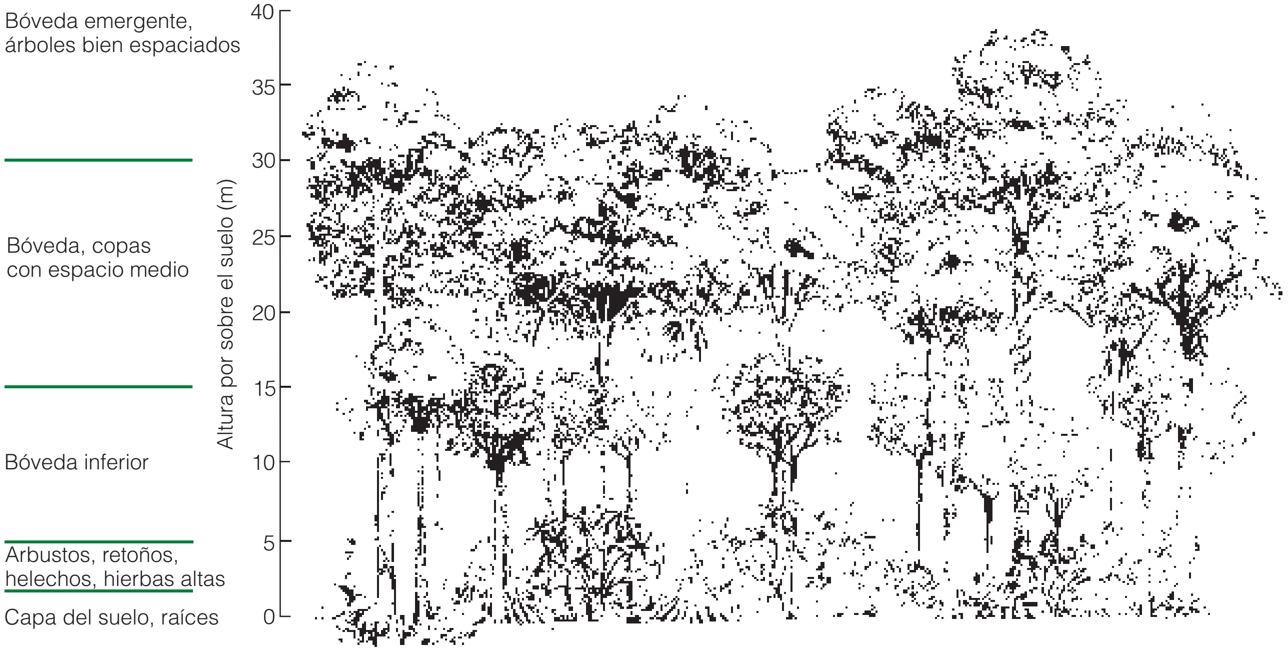

Bóveda emergente, árboles bien espaciados
Bóveda, copas con espacio medio
Bóveda inferior
Arbustos, retoños, helechos, hierbas altas
Capa del suelo, raíces
Altura por sobre el suelo (m)
40
35
30
25
20
15
10
5
0

Figura 23.6 | Estratificación vertical de una selva lluviosa tropical.

más espaciados y a los montes (Figura 23.7). En América del Sur, las áreas más densamente arboladas son denominadas *cerrado*. Los «campos» y los «llanos» se caracterizan por una apariencia más abierta (menor densidad de árboles), y el monte espinoso es la cubierta predominante de la «caatinga». En África, los bosques de «miombo», «mopane» y «acacia» pueden distinguirse del «bushveld» más abierto y de tipo parque. El «mulga» y el «brigalow» de Australia están dominados por individuos dispersos de Acacia y Eucalyptus.

La diversidad fisonómica de la vegetación de la sabana refleja las distintas condiciones climáticas que tienen lugar a través de la clasificación de este ecosistema ampliamente distribuido. La humedad parece controlar la densidad de la vegetación leñosa, una función tanto de la lluvia (cantidad y distribución) como del suelo: su textura, estructura y capacidad para retener agua (véase el Capítulo 5) (Figura 23.8).

Las sabanas están asociadas a un clima continental cálido con una estacionalidad definida en lo que respecta a la precipitación y una gran variación interanual (de año a año) en la precipitación total. Las temperaturas mensuales medias por lo común no son inferiores a 18°C, a pesar de que durante los meses más fríos en las áreas más altas las temperaturas pueden ser considerablemente más bajas. Se observa una estacionalidad en las temperaturas, registrándose las temperaturas máximas al término de la estación lluviosa. La naturaleza de la cubierta de vegetación, sin embargo, está determinada mucho más por la cantidad y la estacionalidad de la precipitación que por la temperatura.

Las sabanas, a pesar de sus diferencias en lo referente a la vegetación, presentan un determinado grupo de características. Las sabanas se dan en superficies de tierra con poco relieve, a menudo sobre viejas mesetas, interrumpidas por acantilados y seccionadas por ríos. La meteorización continua en estas regiones ha producido oxisoles pobres en nutrientes, que presentan una deficiencia particular de fósforo. Los alfisoles son comunes en sabanas más secas, mientras que los entisoles se asocian con las sabanas más secas (véase la Figura 5.11). Expuesta a incendios recurrentes, la vegetación predominante está adaptada al fuego. La cobertura de gramíneas con vegetación leñosa o sin ella está siempre presente y el componente leñoso tiene una vida corta, con individuos que rara vez sobreviven más que algunas décadas. Las sabanas se caracterizan por una estructura vertical de dos capas como resultado de la cobertura del suelo de gramíneas y la presencia de arbustos y árboles.

El ciclo anual de actividad vegetal y la producción subsiguiente en las sabanas tropicales se controla en gran medida por la precipitación marcadamente estacional y los cambios correspondientes en la humedad del suelo disponible. La mayor parte de la hojarasca se descompone durante la estación de lluvias, y la mayor parte de los restos leñosos son consumidos por termitas durante la estación seca.

Los microambientes relacionados con las bóvedas arbóreas pueden ejercer influencia sobre la distribución de las especies, la productividad y las características del suelo. El descenso de agua por el tronco y la acumulación de hojarasca asociada da lugar a una cantidad mayor de nutrientes

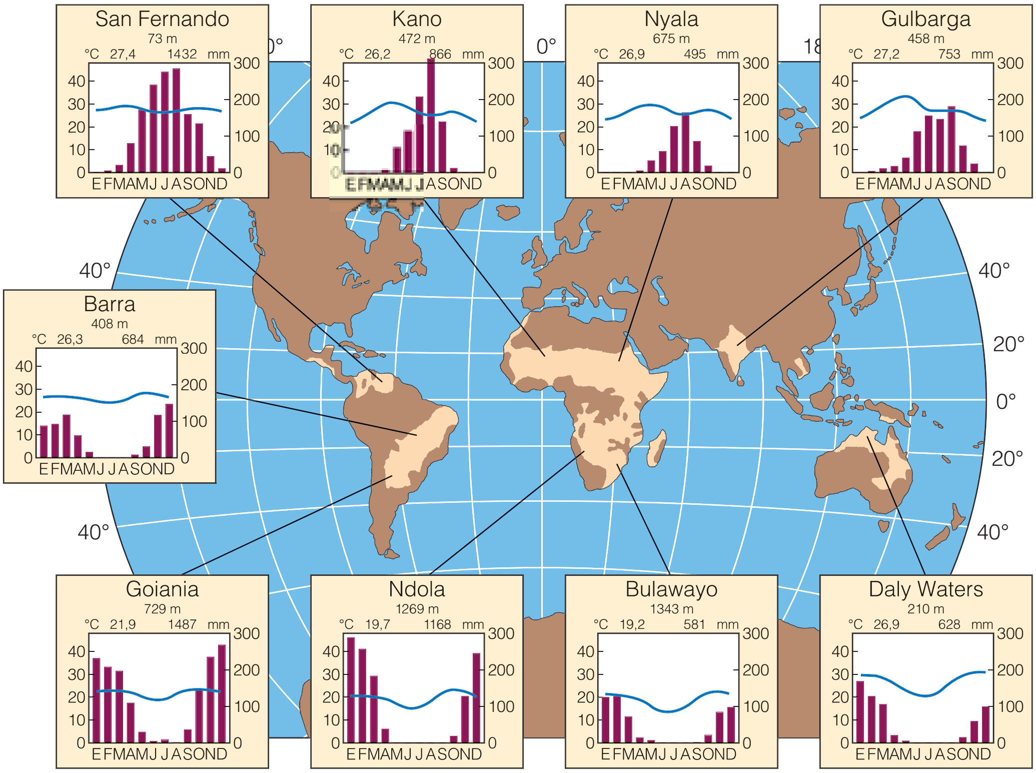

San Fernando
73 m
°C 27,4 1432 mm
Kano
472 m
°C 26,2 866 mm
Nyala
675 m
°C 26,9 495 mm
Gulbarga
458 m
°C 27,2 753 mm
Barra
408 m
°C 26,3 684 mm
Goiania
729 m
°C 21,9 1487 mm
Ndola
1269 m
°C 19,7 1168 mm
Bulawayo
1343 m
°C 19,2 581 mm
Daly Waters
210 m
°C 26,9 628 mm
40
30
20
10
0
300
200
100
0
E F M A M J J A S O N D
40°
20°
0°
20°
40°

Figura 23.7 | Distribución geográfica de los ecosistemas de las sabanas tropicales del mundo y climodiagramas asociados que muestran los patrones a largo plazo de la temperatura y la precipitación mensual para los lugares seleccionados. (Adaptado de Archibold 1995.)

en el suelo y de humedad debajo de las bóvedas arbóreas, lo cual a menudo provoca un incremento en la producción y el establecimiento de especies adaptadas a los ambientes con más sombra.

Las sabanas pueden sustentar un conjunto grande y variado de herbívoros, invertebrados y vertebrados, que pastan y ramonean. La sabana africana, al menos visualmente, está dominada por una fauna grande y diversa de ungulados compuesta por un mínimo de 60 especies que dividen los recursos vegetativos entre ellos. Algunos, tales como el ñu y la cebra, migran durante la estación seca.

La vegetación de la sabana mantiene a una cantidad increíble de insectos: moscas, saltamontes, langostas, grillos, escarabajos carábidos, hormigas y escarabajos peloteros que se alimentan de material detrítico y de termitas. Las termitas subterráneas excavan y mueven toneladas de

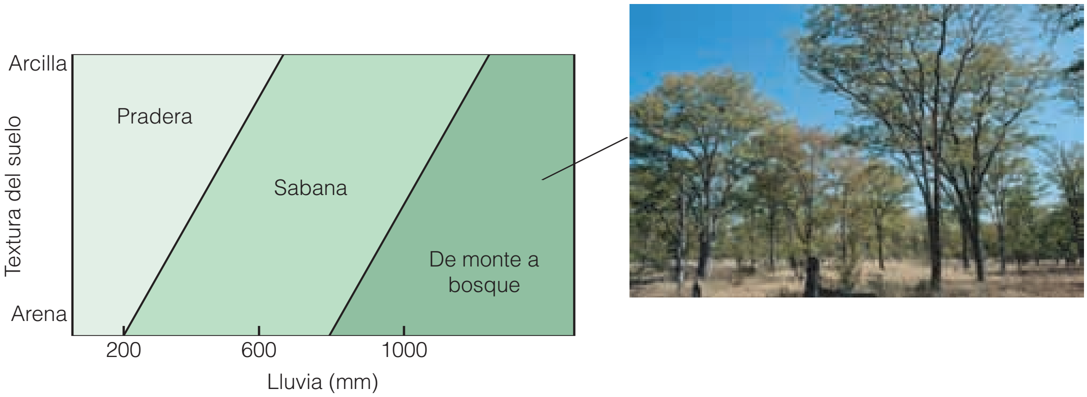


Figura 23.8 | Diagrama que muestra la interacción entre la precipitación anual y la textura del suelo en la definición de la transición de monte a sabana en el Sur de África. El acceso de las plantas a la humedad del suelo es más limitado en los suelos más arcillosos que en los de arenas más gruesas, requiriendo una precipitación anual mayor para sustentar la producción de las plantas leñosas.

tierra, mezclando suelo mineral con materia orgánica. Algunas especies construyen amplias galerías subterráneas y otras acumulan materia orgánica.

Una serie de carnívoros se alimenta de la fauna de ungulados, entre otros leones, leopardos, guepardos, hienas y perros salvajes. Los animales que se alimentan de carroña subsisten con los restos de la presas, entre ellos se encuentran los buitres y los chacales.

23.4 | Los desiertos representan un grupo de ecosistemas diverso

Las regiones áridas del mundo ocupan entre el 25 y 35 por ciento de la masa terrestre de la Tierra (Figura 23.9). La amplia escala refleja las distintas definiciones utilizadas para definir los ecosistemas desérticos según las condiciones climáticas y los tipos de vegetación. Gran parte de esta tierra se encuentra entre las latitudes 15° y 30°, donde el aire que es transportado por la zona superior a lo largo de la Zona de Convergencia Intertropical desciende para formar las celdas de alta presión semipermanentes que controlan el clima de los desiertos tropicales (véase la Figura 3.16). El calentamiento del aire cuando desciende, y los cielos despejados, dan lugar a un calor por radiación intenso durante el verano.

Los desiertos tropicales se convierten gradualmente en sabanas a medida que aumenta la precipitación hacia el Ecuador.

Los desiertos templados se encuentran en la sombra de lluvia de las barreras montañosas o se encuentran ubicados tierra adentro donde el aire marítimo húmedo raramente penetra. Aquí, las temperaturas son elevadas durante el verano pero pueden caer por debajo de las temperaturas de congelación durante los meses de invierno. De este modo, la característica distintiva de todos los desiertos es la ausencia de precipitaciones más que las temperaturas elevadas continuas.

La mayoría de los ambientes áridos se encuentran en el hemisferio Norte. El Sahara, el desierto más grande del mundo, cubre aproximadamente 9 millones de km^2 del Norte de África. Se extiende por el ancho del continente africano hasta los desiertos de la Península Arábiga, continuando hacia el Este hacia Afganistán y Pakistán, y terminando finalmente en el Desierto del Thar en el Noroeste de la India. Los desiertos templados de Asia Central se encuentran en el Norte. El que se encuentra más al Oeste de todos ellos es la región desértica de Kara Kum, en Turkmenistán. Hacia el Este se encuentran los desiertos de elevación alta de China occidental y la meseta alta del Desierto del Gobi.

Una transición similar a desierto templado ocurre en el Oeste de América del Norte. Aquí, es la Sierra Nevada la que bloquea efectivamente el paso de aire húmedo hacia el interior del Sudoeste. De forma paralela a las sierras se extienden las cadenas montañosas a través de la parte Norte de esta región, y hay cuencas desérticas en el lado oriental de estas cadenas.

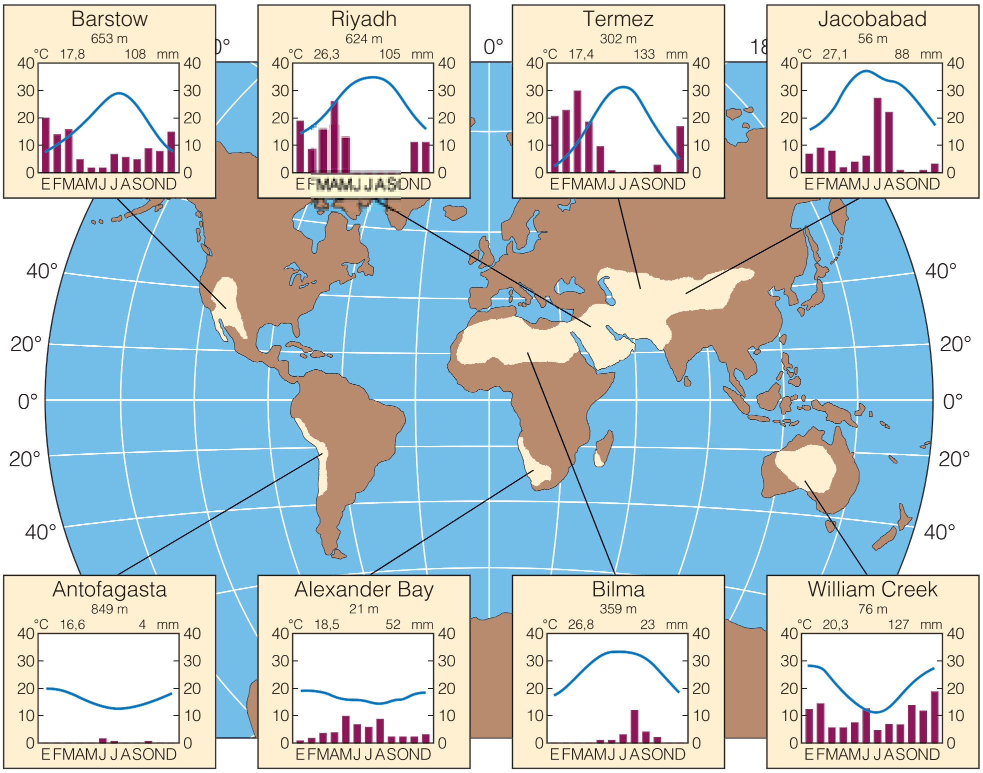


Figura 23.9 | Distribución geográfica de los ecosistemas desérticos (áridos) del mundo y climodiagramas asociados que muestran los patrones a largo plazo de la temperatura y la precipitación mensual para los lugares seleccionados. (Adaptado de Archibold 1995.)

Además de las partes más secas del Sur de Argentina, todos los desiertos del hemisferio Sur se encuentran dentro del cordón de altas presiones subtropicales que reflejan al del hemisferio Norte (véase la explicación anterior). Las corrientes oceánicas frías también contribuyen al desarrollo de las regiones costeras áridas (véase el Apartado 3.15). Las condiciones de sequía a lo largo de la franja angosta de la costa incluyen a Chile y a Perú. Las partes más secas de Argentina se encuentran en la sombra de lluvia de los Andes.

Las regiones desérticas de África del Sur incluyen tres regiones. El Desierto del Namib ocupa una franja de tierra angosta que corre a lo largo de la costa occidental de África desde el Sur de Angola hasta el límite de la región del cabo de Sudáfrica. Continúa hacia el Sur y el Este a través de Sudáfrica como el Karoo, que se fusiona con el Desierto del Kalahari hacia el Norte de Botswana. La región más extensa de tierra árida en el Hemisferio Sur se encuentra en Australia, donde más del 40 por ciento de la tierra está clasificada como desierto.

Los desiertos no son iguales en todos lados. Las diferencias en cuanto a la humedad, la temperatura, el drenaje del suelo, la topografía, la alcalinidad y la salinidad crean variaciones en la cubierta de vegetación, las plantas predominantes y grupos de especies asociadas. Existen desiertos calientes y desiertos fríos, desiertos extremos y semidesiertos, unos con humedad suficiente para ser casi praderas o formaciones arbustivas, y gradaciones entre esos extremos dentro de los desiertos continentales.

En los desiertos fríos, entre los que se encuentran la Gran Cuenca de América del Norte, los desiertos del Gobi, Takla Makan y Turkestán en Asia, y en las altitudes de los desiertos cálidos predomina la *Artemisia* y los arbustos de quenopediáceas (Figura 23.10). Pueden considerarse estepas arbustivas o desiertos arbustivos. En la Gran Cuenca de América del Norte, la región árida y fría del Norte que se encuentra al Oeste de las Montañas Rocosas es el desierto arbustivo del Norte. El clima es continental, con veranos cálidos e inviernos fríos y prolongados. La vegetación se puede clasificar en dos grupos principales: por un lado tenemos la artemisa, con predominio de la *Artemisia tridentata,* que con frecuencia forma formaciones puras; por otro, la barrilla, la especie *Atriplex conifertifolia,* que es una especie C_4 y otras quenopediáceas (halófitos tolerantes a suelos salinos).

Un tipo similar de desierto arbustivo es el que encontramos en el interior semiárido del Sudoeste de Australia. Numerosas especies de quenopediáceas, en particular el caramillo de los géneros *Atriplex* y *Maireana,* forman formaciones arbustivas extensas y bajas en las llanuras bajas fluviales.

Entre los desiertos cálidos se encuentran aquellos en los que no hay vegetación y aquellos en los que hay alguna combinación de quenopediáceas, arbustos enanos y suculentos (Figura 23.11). En los desiertos del Sudoeste de América del Norte (Mojave, Sonora y Chihuahua) predominan la jarilla (*Larrea divaricata*) y la franseria (*Franseria* spp.). Las áreas en las que existe una humedad favorable

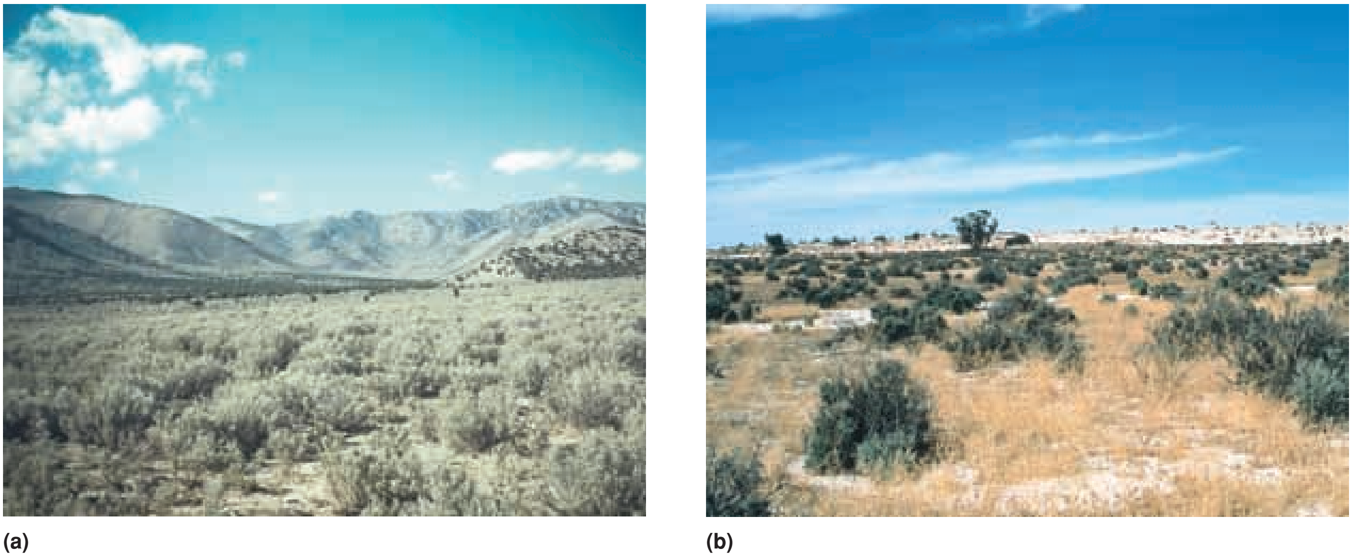

(a) **(b)**

Figura 23.10 | Dos ejemplos de arbusto del desierto **(a)** La formación arbustiva del desierto del Norte en Wyoming donde predomina la artemisa (*Artemisia*). A pesar de que está clasificado como desierto frío, la artemisa es uno de los tipos de arbusto más importantes de América del Norte. **(b)** Matorrales de salobral en Victoria, Australia, donde predomina el *Atriplex*. Es un equivalente ecológico de las formaciones arbustivas de la Gran Cuenca en América del Norte.

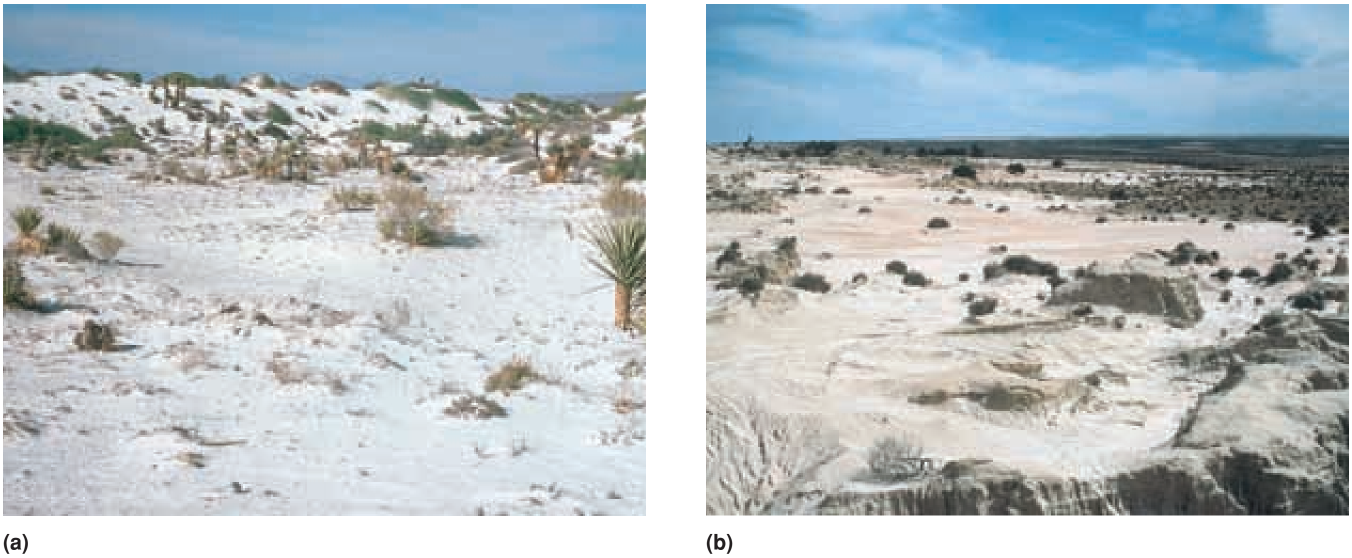


Figura 23.11 | Dos ejemplos de desiertos cálidos: **(a)** El desierto del Chihuahua en Nuevo León, Méjico. El sustrato de este desierto está compuesto por partículas de yeso del tamaño de granos de arena. **(b)** El borde del Gran Desierto Victoria en Australia. En este desierto y el desierto de Chihuahua predominan los arbustos leñosos de tallos quebradizos.

suelen favorecer crecimientos altos de *Acacia* spp., saguaro (*Cereus giganteus*), palo verde (*Cercidium* spp.), ocotillo (*Fouquieria* spp.), yuca (*Yucca* spp.) y plantas efímeras.

Tanto las plantas como los animales se adaptan a la escasez de agua ya sea mediante la evasión de la sequía o mediante la resistencia a la sequía. Las plantas que evitan la sequía sólo florecen si hay humedad. Se mantienen en forma de semilla durante los períodos de sequía, listos para germinar, florecer y producir semillas cuando la humedad y la temperatura son favorables. Si la lluvia no llega, estas especies efímeras no crecen.

Los animales que evitan la sequía, al igual que sus homólogos en el reino vegetal, adoptan un ciclo de actividades anual o comienzan un letargo estival o algún otro estado de inactividad durante la estación seca. Por ejemplo, el sapo de espuelas de Couch (*Scaphiopus*) permanece bajo tierra en una celda subterránea cuyas paredes están cubiertas por una sustancia gelatinosa, realizando apariciones reproductivas cortas durante el invierno y durante las lluvias del verano. Si se desarrolla una sequía extrema durante la temporada de reproducción, muchos animales tales como las lagartijas y las aves no se reproducen.

Las plantas del desierto pueden ser arbustos leñosos de raíces profundas, tales como el mezquite (*Prosopis* spp.) y *Tamarix,* cuyas raíces centrales alcanzan el nivel freático, haciendo que no dependan del agua suministrada por la lluvia. Algunas, tales como *Larrea* y *Atriplex,* son perennifolias de raíces profundas con laterales superficiales que se extienden entre 15 a 30 m desde los tallos. Otras perennifolias, tales como las diferentes especies de cactus, cuentan con raíces poco profundas, que a menudo se extienden sólo unos pocos centímetros por debajo de la superficie.

A pesar de su aridez, los ecosistemas del desierto mantienen a una sorprendente diversidad de vida animal, entre los que se encuentran una amplia variedad de escarabajos, hormigas, langostas, lagartijas, víboras, aves y mamíferos. Los mamíferos en su mayoría son especies herbívoras. Los herbívoros del desierto que pastan tienden a ser generalistas y oportunistas en su modo de alimentarse. Consumen una amplia gama de especies, tipos y partes de vegetales. Los roedores del desierto, en particular la familia Heteromyidae y las hormigas se alimentan principalmente de semillas, y son importantes en la dinámica de los ecosistemas del desierto. Los herbívoros que se alimentan de semillas pueden comer hasta un 90 por ciento de la producción de semillas. Ese consumo puede tener un efecto pronunciado en la composición de la vegetación y en las poblaciones de plantas. Los carnívoros del desierto, tales como los zorros y los coyotes, tienen dietas mixtas que incluyen hojas y frutos; las aves y los roedores insectívoros también se alimentan de material vegetal. El omnivorismo, más que el carnivorismo y las redes tróficas complejas, parece ser la regla en los ecosistemas del desierto.

La lluvia poco frecuente junto con las tasas altas de evaporación restringen la disponibilidad de agua para las plantas y, en consecuencia, la producción primaria es baja. La mayoría de los suelos del desierto son aridisoles y entisoles poco desarrollados (véase la Figura 5.11), y la cubierta poco densa de las tierras áridas restringe la capacidad de la vegetación para modificar fuertemente el ambiente del suelo. Debajo de las plantas establecidas, pueden desarrollarse «islas de fertilidad» como resultado de un mayor ingreso de hojarasca y del enriquecimiento mediante los desechos de animales en busca de sombra, en particular bajo los arbustos.

23.5 | Los climas mediterráneos contienen formaciones arbustivas templadas

Las formaciones arbustivas (comunidades vegetales donde el crecimiento en forma de arbusto es predominante o copredominante) son tipos de ecosistemas difíciles de clasificar, en gran medida debido a la dificultad para describir el término *arbusto* en sí. Una definición aproximada es que un arbusto es una planta con tallos múltiples, persistentes y leñosos pero sin un tronco central y con una altura que varía entre 4,5 y 8 m. Sin embargo, en condiciones ambientales extremas, muchos árboles no superarán ese tamaño. Algunos árboles, particularmente los individuos que crecen al ras (que vuelven a crecer desde el tocón) después de la destrucción de los tejidos que se encuentran sobre el suelo debido a los incendios o al ramoneo, tienen tallos múltiples y algunos arbustos pueden presentar tallos grades y únicos. Además, el crecimiento en forma de arbusto puede ser un componente predominante en ecosistemas tropicales y templados, inclusive las sabanas tropicales y las comunidades de arbustos del desierto (véase los Apartados 23.2 y 23.3, respectivamente). Sin embargo, en cinco regiones muy distantes de los márgenes occidentales de los continentes, entre las latitudes 30° y 40°, se encuentran los ecosistemas mediterráneos en los que predominan los arbustos perennes y los árboles esclerófilos que se han adaptado al clima definido de veranos secos e inviernos frescos y húmedos.

Las cinco regiones de los ecosistemas mediterráneos incluyen las regiones semiáridas del Oeste de América del Norte, las regiones que bordean el Mar Mediterráneo, el centro de Chile, la región del cabo de Sudáfrica, y el Sudoeste y Sur de Australia (Figura 23.12). El clima mediterráneo tiene veranos cálidos y secos, con un mínimo de 1 mes de sequía prolongada e inviernos frescos y húmedos. Alrededor del 65 por ciento de la precipitación anual cae durante los meses de invierno. El promedio de las temperaturas invernales por lo común es de 10-12 °C con riesgo de congelación. Los climas estivales cálidos y secos de las regiones mediterráneas surgen de un cambio estacional en las zonas de altas presiones semipermanentes que están centradas en los desiertos tropicales aproximadamente en 20°N y 20°S (véase la explicación en el Apartado 22.3). El flujo persistente de aire seco que sale de estas regiones durante el verano acarrea varios meses de clima cálido y seco. Los incendios constituyen un peligro frecuente durante estos períodos.

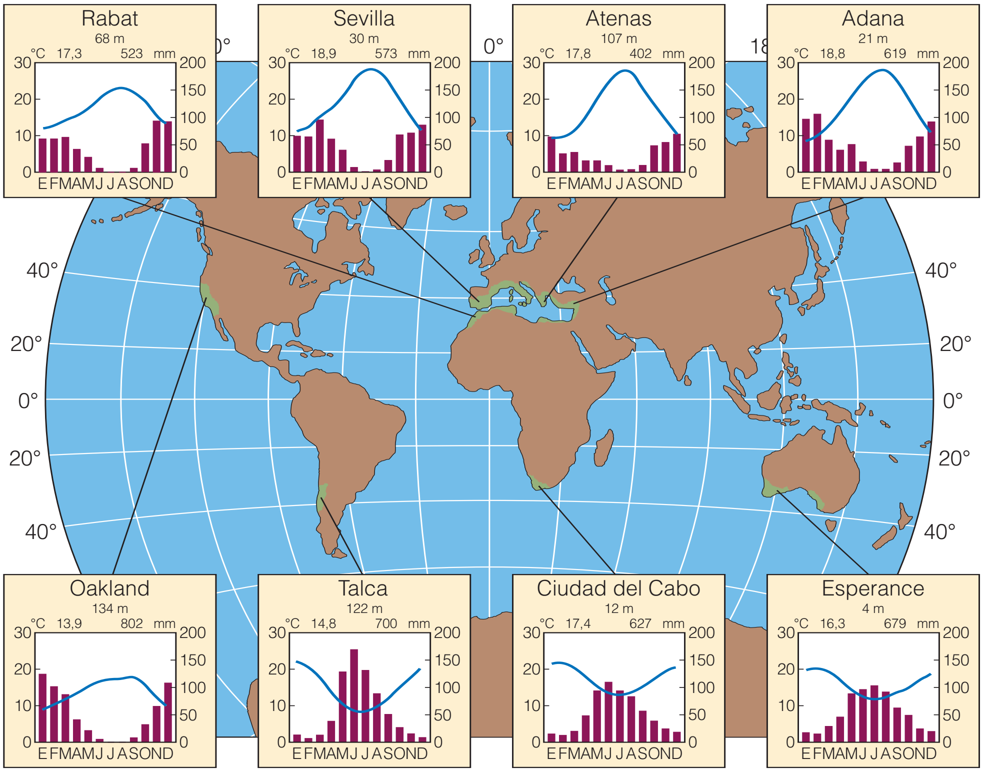


Figura 23.12 | Distribución geográfica de los ecosistemas mediterráneos del mundo y climodiagramas asociados que muestran los patrones a largo plazo de la temperatura y la precipitación mensual para los lugares seleccionados. (Adaptado de Archibold 1995.)

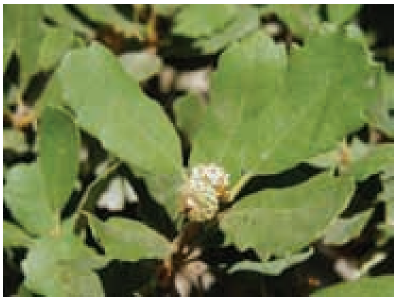


Figura 23.13 | Hoja esclerófila de roble del chaparral californiano.

Las cinco regiones mantienen comunidades vegetales de apariencia similar de arbustos perennifolios xéricos de hoja ancha y árboles enanos conocidos como vegetación esclerófila (*scleros,* «duro»; *phyll,* «hoja») con un sotobosque herbáceo. La vegetación esclerófila tiene hojas pequeñas, cutículas engrosadas, pelos glandulares y estomas hundidos, y todas estas características funcionan para reducir la pérdida de agua durante el período estival cálido y seco (Figura 23.13). La vegetación en cada uno de los sistemas mediterráneos también comparte adaptaciones al fuego y a los bajos niveles de nutrientes en el suelo.

El área más grande del ecosistema mediterráneo forma un cordón discontinuo alrededor del Mar Mediterráneo en el Sur de Europa y el Norte de África. En la mayor parte del área predomina o predominó en algún momento el bosque perennifolio mixto que sustenta a especies tales como la encina (*Quercus ilex*) y el alcornoque (*Quercus suber*). A menudo, estas dos especies crecen en formaciones mixtas asociadas a madroños (*Arbutus unedo*) y a varias especies de arbustos. El límite oriental de estos ecosistemas se encuentra en las áreas costeras de Siria, Líbano e Israel, donde se convierte gradualmente en las tierras áridas de Oriente Medio. Aquí, las especies de roble caducifolio son más abundantes. La vegetación del desierto se extiende por el Norte de África hasta Túnez, y los bosques y arbustos mediterráneos se extienden a través de las áreas costeras del Norte de Argelia y Marruecos.

La zona mediterránea del Sur de África se limita a la región montañosa de la Provincia del Cabo donde la vegetación se conoce como *fynbos*. La vegetación está compuesta principalmente por arbustos proteoides de hoja ancha que alcanzan una altura de 1,5-2,5 m en el Sudoeste de Australia, la comunidad de arbustos mediterráneos conocida como *mallee* se encuentra dominada por *Eucalyptus* de crecimiento lento, de entre 5 y 8 m de altura, con hojas anchas esclerófilas.

En América del Norte, la comunidad de arbustos esclerófilos se conoce como «chaparral», una palabra de origen español que significa matorral de robles arbustivos perennifolios. El chaparral de California, donde predomina el roble arbustivo (*Quercus berberidifolia*) y el chamizo (*Adenostoma fasciculatum*), es perennifolio, activo en invierno e inactivo en verano. Otro tipo de arbusto, también llamado chaparral, se encuentra en las colinas que se encuentran al pie de las Montañas Rocosas. Dominado por el roble blanco de las Rocosas (*Quercus gambelii*), es caducifolio de invierno.

Las comunidades arbustivas de matorral de Chile central se dan en las tierras bajas costeras y en las laderas occidentales de los Andes. La mayoría de las especies de matorral son arbustos perennifolios de 1-3 m de altura con pequeñas hojas esclerófilas, a pesar de que también se encuentran arbustos caducifolios de periodos de sequía.

En su mayoría, las formaciones arbustivas del tipo mediterráneo carecen de sotobosque y de hojarasca en el suelo y son muy inflamables. Muchas especies tienen semillas que necesitan el calor y la acción del fuego para inducir la germinación. De no haber fuego, el chaparral adquiere una mayor altura y es más denso, acumulando grandes cantidades de combustible compuesto de hojas pequeñas y ramas en el suelo. Durante la estación seca, los arbustos, a pesar de estar vivos, casi explotan al entrar en combustión.

Tras el incendio, la tierra vuelve a tener ya sea retoños verdes exuberantes que brotan de las coronas de la raíz bajo tierra o gramíneas si hubiera una fuente de semillas en las proximidades. A medida que madura el rebrote, la vegetación del chaparral se vuelve densa otra vez, la bóveda se cierra, la hojarasca se acumula y se prepara el lugar para otro incendio.

Las comunidades arbustivas tienen un conjuno de vida animal que varía según la región. Dentro de las formaciones arbustivas del tipo mediterráneo, la similitud en la estructura del hábitat ha dado lugar a un paralelismo pronunciado y a una convergencia adaptativa (véase la Introducción de la Octava parte) entre las especies de aves y algunas especies de lagartijas, especialmente entre el matorral chileno y el chaparral de California. En América del Norte, las comunidades de chaparral y artemisia sustentan ciervos mulos (*Odocoileus hemionus*), coyotes (*Canis latrans*), una variedad de roedores, liebres (*Lepus* spp.), y urogallos de las artemisas (*Centrocercus urophasianus*). El *mallee* australiano es rico en aves, inclusive el endémico faisán de Australia (*Leipoa ocellata*), que incuba sus huevos en un gran montículo. Entre la vida mamífera hay canguros grises (*Macropus giganteus*) y varias especies de *wallabies*.

La diversa topografía y geología de los ambientes mediterráneos da lugar a diversas condiciones del suelo, pero los suelos por lo común se clasifican como alfisoles (véase la Figura 5.11). Los suelos de las regiones en general tienen un déficit de nutrientes, y la descomposición de hojarasca está limitada por las temperaturas bajas durante el invierno y la poca humedad en el suelo durante los meses de verano. Estos ecosistemas varían en lo que respecta a producción dependiendo de la precipitación anual y la gravedad de la sequía estival.

23.6 | Los ecosistemas forestales predominan en las regiones más húmedas de la zona templada

Las condiciones climáticas en las regiones húmedas de latitud media dan lugar al desarrollo de árboles caducifolios de hoja ancha (Figura 23.14). Pero en los climas benignos y húmedos del Hemisferio Sur, los bosques perennifolios templados se convierten en los predominantes. El bosque caducifolio cubría grandes áreas de Europa y China, partes de América del Norte y del Sur y las tierras altas de América Central. Los bosques caducifolios de Europa y Asia, sin embargo, han desaparecido en gran parte, se han deforestado a lo largo de los siglos con fines agrícolas. En el Este de América del Norte, el bosque caducifolio está compuesto por distintos tipos de bosques o asociaciones (véase la Figura 23.15) inclusive el bosque mesofítico mixto de la meseta no glaciar de los Apalaches; los bosques de haya-arce y los del Norte de caducifolios (con pino y tsuga) en las regiones del Norte, que finalmente se convierten de modo gradual en bosque boreal (véase el Apartado 23.8); los bosques de arce-tilo americano de los estados de los Grandes Lagos; los bosques de roble-castaño (ahora roble desde la desaparición del castaño americano) o de caducifolios centrales, que cubren la mayor parte de las Montañas Apalaches; los bosques de magnolia-roble de los estados de la Costa del Golfo; y los bosques de roble-nogal americano de las montañas Ozark. En América del Norte, los bosques caducifolios templados alcanzan su mayor desarrollo en los bosques mésicos de los Apalaches centrales, donde la cantidad de especies arbóreas no es superada por ninguna otra área templada del mundo.

El bosque asiático de hoja ancha, que se encuentra en el Este de China, Japón, Taiwán y Corea, es similar al bosque caducifolio norteamericano y contiene una cantidad de especies vegetales de los mismos géneros que los que se encuentran en América del Norte y Europa occidental. Sin embargo, las especies perennifolias de hoja ancha están cada vez más presentes en Japón, Corea del Sur y el Sur de China y en las colinas húmedas al pie de los Himalayas. En el Sur de Europa, su presencia refleja la transición hacia la región mediterránea. Los robles y pinos perennifolios también se encuentran ampliamente distribuidos en el Sudeste de los Estados Unidos, donde suelen estar asociados a suelos arenosos o pantanosos poco desarrollados.

En el hemisferio Sur, los bosques caducifolios templados se encuentran sólo en las partes más secas del Sur de los Andes. En el Sur de Chile, las selvas lluviosas perennifolios de hoja ancha se han desarrollado dando un clima oceánico en el que prácticamente no hay congelación. Los bosques perennifolios también se encuentran en Nueva Zelanda, Tasmania y partes del Sudeste de Australia donde las temperaturas invernales son moderadas por el ambiente costero. Las regiones climáticas en estas áreas son similares a las del

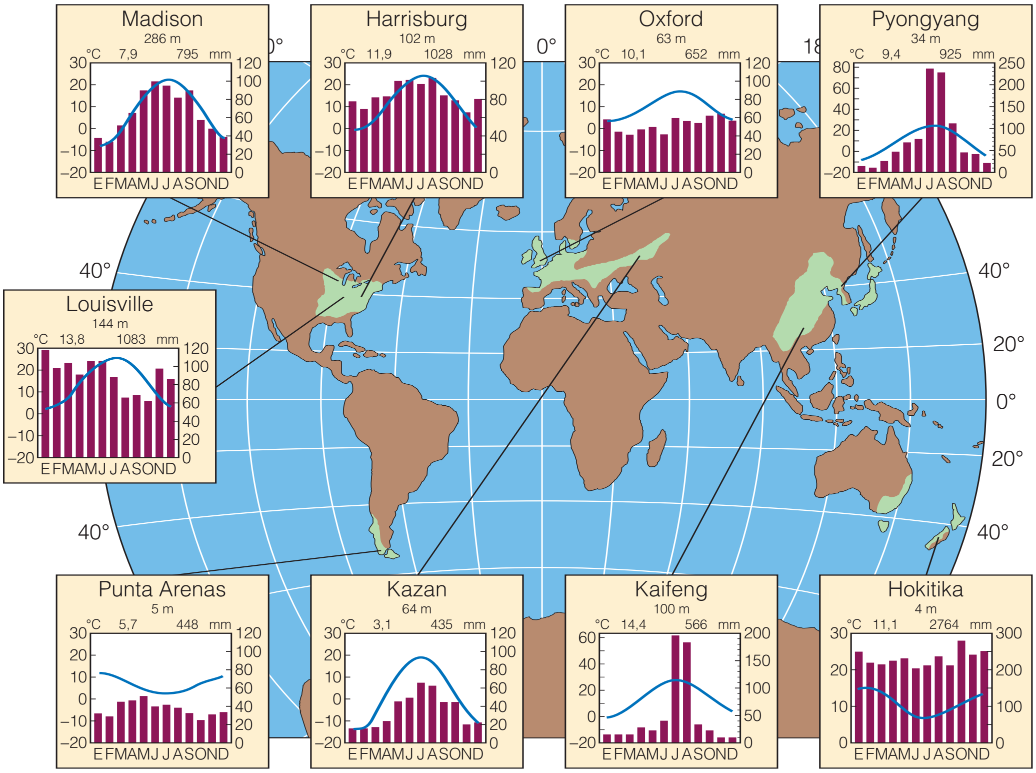


Figura 23.14 | Distribución geográfica de los ecosistemas de bosques templados del mundo y climodiagramas asociados que muestran los patrones a largo plazo de la temperatura y la precipitación mensual para los lugares seleccionados. (Adaptado de Archibold 1995.)

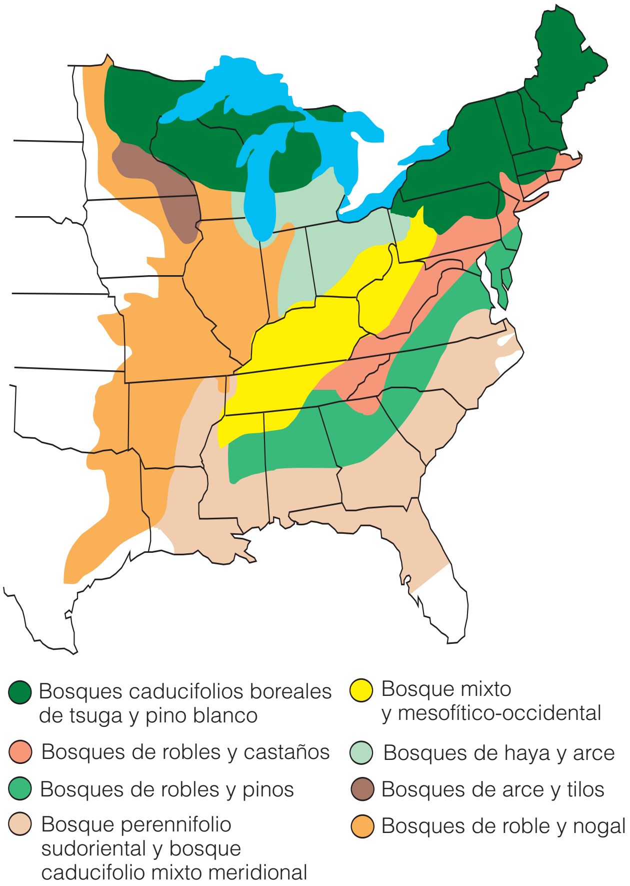
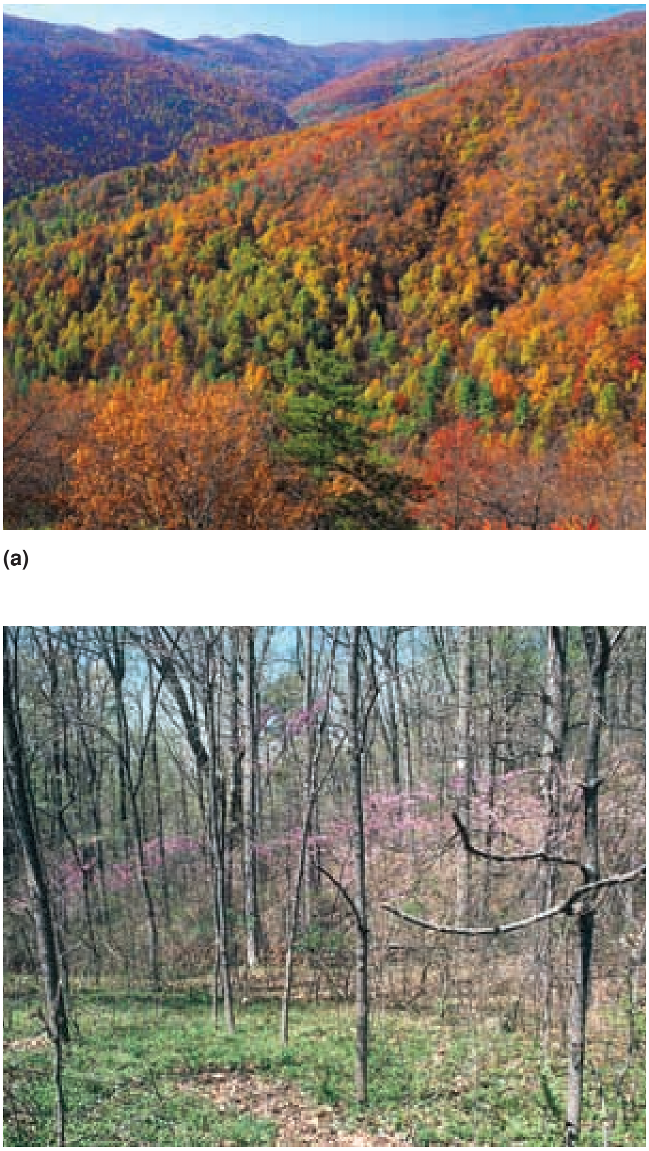

● Bosques caducifolios boreales de tsuga y pino blanco
● Bosques de robles y castaños
● Bosques de robles y pinos
● Bosque perennifolio sudoriental y bosque caducifolio mixto meridional
● Bosque mixto y mesofítico-occidental
● Bosques de haya y arce
● Bosques de arce y tilos
● Bosques de roble y nogal

Figura 23.15 | **La distribución a gran escala de las comunidades de bosque templado del este de los Estados Unidos.**
(Adaptado de Braun 1950.)

Pacífico Noroccidental de América del Norte, pero aquí las especies predominantes son las coníferas.

En los bosques caducifolios de hoja ancha de la región templada, el final de la estación de crecimiento se encuentra marcado por los colores otoñales del follaje poco antes de que los árboles entren en el período invernal en que no tienen hojas (Figura 23.16). Los árboles reinician el crecimiento en la primavera como respuesta a las temperaturas en aumento y a los días más largos. Muchas especies herbáceas florecen en esta época antes de que la bóveda en desarrollo proyecte una sombra densa sobre el piso del bosque.

Los bosques caducifolios de edad irregular y muy desarrollados suelen tener cuatro capas verticales o estratos (véase la Figura 16.4). La bóveda superior está compuesta por las especies arbóreas predominantes, debajo de ellas se encuentra la bóveda arbórea inferior, o sotobosque. Luego, se encuentra la capa arbustiva y, por último, la capa del suelo que está compuesta por hierbas, helechos y musgos. La diversidad de la vida animal está asociada con esta estratificación vertical y las formas de crecimiento de las plantas (véase el Capítulo 16). Algunos animales, en particular los artrópodos de los bosques, transcurren la mayor parte de su vida en un solo estrato; otros en dos o más estratos. La mayor concentración y diversidad de vida en el bosque tiene lugar sobre y justo debajo de la capa del suelo. Muchos animales, en particular los invertebrados del suelo y la hojarasca, permanecen en el estrato subterráneo. Otros, tales como el ratón, la musaraña, la ardilla terrestre y la salamandra de bosque, excavan el suelo o la hojarasca para obtener refugio y alimento. Los mamíferos más grandes viven en la capa del suelo y se alimentan de hierbas, arbus-


(a)

(b)

Figura 23.16 | Bosque templado de la región de los Apalaches **(a)** durante el otoño y **(b)** el interior del bosque durante la primavera. En el bosque predominan los robles (*Quercus* spp.) y tulipero de Virginia (*Liriodendron tulipifera*), con un sotobosque de árbol de Judea (*Cercis canadensis*) en floración.

tos y árboles bajos. Las aves se mueven con bastante libertad entre varios estratos pero, por lo común, prefieren una capa a otra (véase la Figura 16.6).

Las diferencias en el clima, el lecho de roca y el drenaje se reflejan en una variedad de condiciones del suelo que se encuentran presentes. Los alfisoles, inceptisoles y ultisoles (véase la Figura 5.11) son los tipos de suelo predominantes estando por lo común los alfisoles asociados a materiales glaciales en las regiones que se encuentran más al Norte. La producción primaria varía geográficamente y se encuentra influenciada en gran medida por las temperaturas y por la extensión de la estación de crecimiento (véase el Apartado 20.3). La caída de las hojas en los bosques caducifolios tiene lugar durante un período corto en el otoño, y la disponibilidad de nutrientes está relacionada con las tasas de descomposición y mineralización (véase el Capítulo 21).

23.7 | Los ecosistemas de pradera de la zona templada varían con el clima y la geografía

Las praderas naturales ocupan regiones donde la lluvia es de entre 250 mm y 800 mm al año, pero no son exclusivamente climácicas. Muchas existen debido a la intervención del fuego y la actividad humana. Las transformaciones de bosques en tierras agrícolas y el cultivo de heno y las tierras de pasto extendieron las praderas a regiones que alguna vez estuvieron forestadas. Las praderas naturales, que alguna vez cubrieron alrededor del 42 por ciento de la superficie terrestre de la Tierra, han disminuido a menos del 12 por ciento de su tamaño original debido a la transformación en tierras de cultivo y de pastoreo.

Las praderas naturales del mundo se encuentran en las latitudes medias de regiones centrales de los continentes donde la precipitación anual disminuye a medida que se introducen las masas de aire provenientes de los ambientes costeros (Figura 23.17). En el hemisferio Norte, estas regiones incluyen las praderas de América del Norte y las estepas de Eurasia central. En el hemisferio Sur, las praderas están representadas por **la pampa** de Argentina y el **grassveld** de las mesetas altas del Sur de África. Existen áreas más pequeñas en el Sudeste de Australia y las partes más secas de Nueva Zelanda.

El clima de la pradera templada es un clima de sequía recurrente, y gran parte de la diversidad de la cubierta vegetal refleja diferencias respecto a la cantidad y la fiabilidad de la precipitación. Las praderas más pobres se encuentran en lugares donde la precipitación es baja y las temperaturas son elevadas. Las más altas y las más productivas donde la precipitación media anual supera los 800 mm y la temperatura media anual supera los 15 °C. Por lo tanto, las praderas nativas de América del Norte, influenciadas por una precipitación en declive de Este a Oeste, están compuesta por tres tipos principales, que se distinguen por la altura de las especies predominantes: pradera de

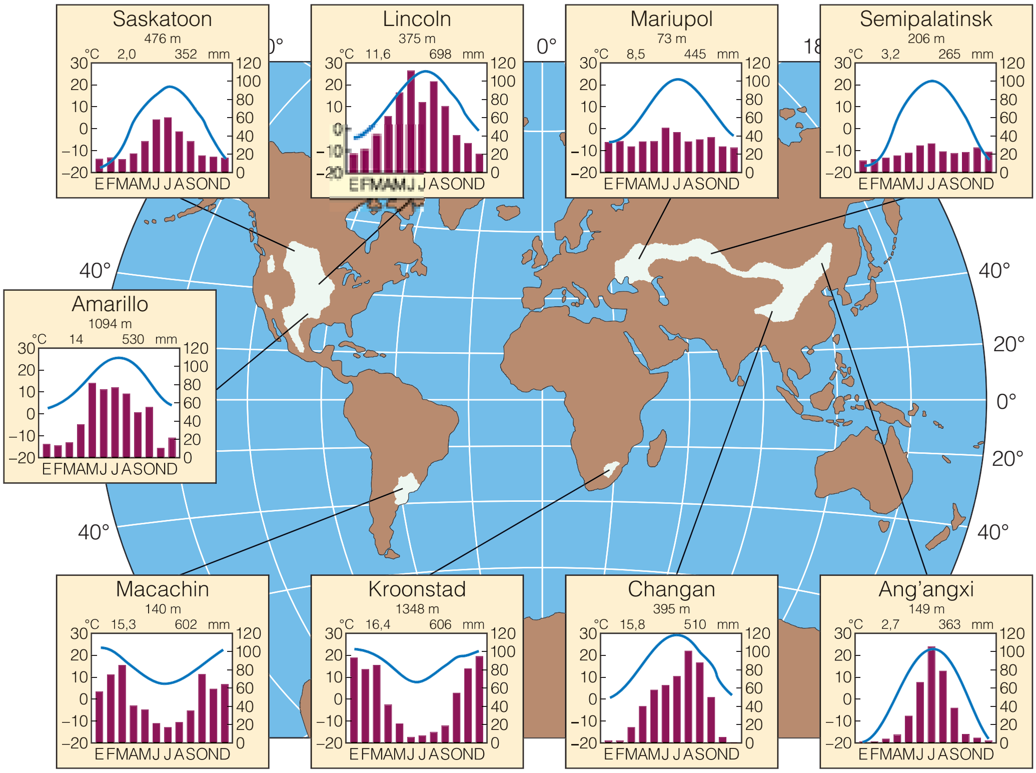


Figura 23.17 | Distribución geográfica de los ecosistemas de pradera templada del mundo y climodiagramas asociados que muestran los patrones a largo plazo de la temperatura y la precipitación mensual para los lugares seleccionados. (Adaptado de Archibold 1995.)

hierbas altas, de hierbas mixtas y de hierbas bajas. En la **pradera de hierbas altas** predomina *Andropogon gerardi,* que alcanza una altura de 1 m y sus tallos floridos alcanzan una altura de entre 1 y 3,5 m. La **pradera de hierbas mixtas**, típica de las Grandes Llanuras, está compuesta en gran medida por pasto de aguja-grama (*Bouteloua-Stipa*). Al Sur y al Oeste de la pradera mixta y transformándose en forma gradual en las regiones desérticas se encuentra la **pradera de hierbas bajas**, donde predominan la navajita azul (*Bouteloua gracilis*) que forma césped y la hierba búfalo (*Buchloe dactyloides*), que ha permanecido de algún modo intacta, además de las praderas del desierto. Desde el Sudeste de Texas, al Sur de Arizona, y al Sur hacia Méjico se encuentra la **pradera del desierto**, similar en muchos aspectos a las llanuras de hierbas bajas, excepto que en vez de hierba búfalo allí se encuentra la hierba zacate tres barbas (*Aristida* spp.). Limitada en gran parte al Valle Central se encuentra la **pradera anual**. Está asociada con un clima de tipo mediterráneo (véase el Apartado 23.5), caracterizado por inviernos lluviosos y veranos cálidos y secos. El crecimiento tiene lugar durante el comienzo de la primavera, y la mayoría de las plantas permanecen inactivas durante el verano, haciendo que las colinas adquieran un color tostado acentuado por el follaje verde oscuro de los robles de California dispersos.

En una época, las grandes praderas del continente eurasiático se extendían desde el Este de Europa hasta el Oeste de Siberia al Sur de Kazajstán. Estas **estepas**, sin árboles a excepción de bandas y manchas de bosque, estaban divididas en cuatro cordones de latitud, desde las estepas mésicas de gramíneas del Norte a las praderas semiáridas del Sur.

En el hemisferio Sur, hay praderas importantes en el Sur de África y en el Sur de América del Sur. Conocidas como las **pampas**, las praderas sudamericanas se extienden hacia el Oeste en un gran semicírculo que parte desde Buenos Aires y cubre alrededor del 15 por ciento de la Argentina. Estas pampas han sido modificadas por la introducción de pastos de forraje y alfalfa (*Medicago sativa*) europeos, y las pampas de hierbas altas del Este han sido transformadas por el cultivo de trigo y maíz. En la Patagonia, donde el promedio de lluvia anual es de alrededor de 250 mm, las pampas están cambiando para formar la estepa abierta.

Los ***velds*** del Sur de África (que no deben confundirse con la sabana) ocupan la parte occidental de una meseta alta entre 1.500 y 2.000 m por encima del nivel del mar en el Transvaal y el Estado Libre de Orange.

Australia tiene cuatro tipos de praderas: la pradera árida *tussock* en el Norte del continente, donde el promedio de lluvias se encuentra entre 200 y 500 mm, principalmente durante el verano; la pradera árida ondulada en áreas con menos de 200 mm de lluvias; la pradera costera en la región tropical de lluvias veraniegas; y la pradera subhúmeda situada en áreas costeras donde las lluvias anuales son de entre 500 y 1.000 mm. Sin embargo, la mayor parte de estas praderas ha cambiado debido a la introducción de fertilizantes, gramíneas y leguminosas no originarias del lugar, y al pastoreo ovino.

Las praderas mantienen una diversa vida animal, donde predominan las especies herbívoras, tanto de invertebrados como de vertebrados. Los grandes ungulados ramoneadores y los mamíferos excavadores constituyen los vertebrados más destacados. Las praderas norteamericanas alguna vez estuvieron dominadas por inmensas manadas migratorias constituidas por millones de bisontes (*Bison bison*) y el antílope americano (*Antilocarpa americana*) consumidor de malezas. El roedor excavador más común era el perro de la pradera (*Cynomys* spp.), el cual junto con los topillos o ardillas (*Thomomys* y *Geomys*) y las hormigas excavadoras recolectoras (*Pogonmyrex* spp.) parecían tener un papel importante en el desarrollo y el mantenimiento de la estructura ecológica de la pradera de hierbas bajas.

Las estepas eurasiáticas y las pampas argentinas no presentan manadas de grandes ungulados. En las pampas, los dos principales herbívoros grandes son el ciervo de las pampas (*Ozotoceras bezoarticus*) y más al Sur el guanaco (*Lama guanaco*), un pariente pequeño del camello. Estas especies, sin embargo, se encuentran en cantidades muy reducidas en comparación con épocas pasadas.

El *grassveld* africano alguna vez sustentó grandes manadas migratorias de ñus (*Connochaetes taurinus*) y cebras (*Equus* spp.) junto con sus carnívoros asociados, el león (*Panthera leo*), el leopardo (*Panthera pardus*) y la hiena (*Crocuta crocuta*). Las grandes manadas de ungulados fueron esquilmadas y reemplazadas por ganado ovino, bovino y por caballos.

Los mamíferos marsupiales australianos desarrollaron muchas formas que son los equivalentes ecológicos de los mamíferos placentales de pradera. Los animales ramoneadores predominantes son diferentes especies de canguros, en especial el canguro rojo (*Macropus rufus*) y el canguro gris (*Macropus giganteus*).

Las praderas se desarrollaron bajo la presión selectiva del ramoneo. De este modo, hasta un punto, el ramoneo estimula la producción primaria (véase el Apartado 14.14). A pesar de que los ramoneadores más destacados son los grandes herbívoros, los principales consumidores en los ecosistemas de pradera son los invertebrados. El mayor consumo tiene lugar por debajo del suelo, donde los herbívoros predominantes son los nemátodos.

La característica más visible de la pradera es el crecimiento herbáceo efímero, alto y verde que se desarrolla durante la primavera y muere durante el otoño. Se trata de uno de los tres estratos en la pradera, surge de las coronas, los nudos y rosetas de vegetales. La capa del suelo y la capa de raíces por debajo del suelo son los otros dos estratos principales de las praderas. La capa de raíces altamente desarrollada puede constituir más de la mi-

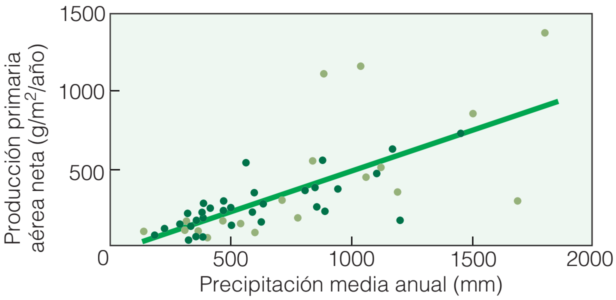


Figura 23.18 | Relación entre la producción primaria aérea y la precipitación media anual para 52 lugares de praderas del mundo. Cada punto representa un lugar de pradera diferente. Las praderas norteamericanas se indican con puntos color verde oscuro. (Adaptado de Lauenroth 1979.)

tad de la biomasa vegetal total y por lo común se extiende a una profundidad considerable en el suelo.

Dependiendo de su historial de incendios y del grado de ramoneo y segado, las praderas acumulan una capa de residuos orgánicos que retiene la humedad y, con la continua tasa de renovación de las delgadas raíces, agregan materia orgánica al suelo mineral. Los suelos predominantes de las praderas son los mollisoles (véase la Figura 5.11) con un horizonte de superficie relativamente grueso de color marrón oscuro a negro rico en materia orgánica. En las regiones más secas, los suelos por lo común pierden grosor y su color se aclara como resultado de una menor incorporación de materia orgánica en el horizonte de superficie.

La producción de los ecosistemas de pradera templada se encuentra relacionada principalmente con la precipitación anual (Figura 23.18), sin embargo la temperatura puede complicar esta relación. Las temperaturas en aumento tienen un efecto positivo en la fotosíntesis pero pueden provocar una reducción de la producción al aumentar la demanda de agua.

23.8 | Los bosques de coníferas predominan en las zonas templadas, frías y boreales

Los bosques de coníferas, donde predominan los árboles perennifolios aciculifolios, se encuentran principalmente en un amplio cordón circunpolar que cruza el Hemisferio Norte y en sierras montañosas donde las temperaturas bajas limitan la estación de crecimiento a unos pocos meses al año (Figura 23.19). La composición y la estructura variables de estos bosques reflejan una amplia gama de condiciones climáticas en las cuales crecen. En Europa central, los extensos bosques de coníferas, donde predomina el abeto rojo (*Picea abies*), cubren las laderas hasta la zona subalpina en las Montañas de los Cárpatos y los Alpes. En América del Norte, varias asociaciones de bosques de coníferas cubren las montañas Rocosas, Wasatch, Sierra Nevada y Cascada. En altitudes de las Montañas Rocosas crece un bosque subalpino donde predomina la picea de Engelmann (*Picea engelmannii*) y el abeto alpino (*Abies lasiocarpa*). En las altitudes medias se pueden encontrar formaciones de pino de Oregón, y en las más bajas predominan las formaciones abiertas de pino ponderosa (*Pinus ponderosa*) y formaciones densas de conífera de etapa de sucesión temprana, pino de playa (*Pinus contorta*). El árbol más grande de todos, la secuoya gigante (*Sequoiadendron giganteum*), crece en grupos dispersos en las laderas orientales de la Sierra de California. Además, el clima benigno y húmedo del Pacífico Noroccidental contiene un bosque costero altamente productivo que se extiende a lo largo de la franja costera desde Alaska hasta el Norte de California.

La expansión más grande de bosque de coníferas, de hecho la formación vegetal más grande de la Tierra, es el bosque boreal o taiga (del ruso «tierra de pequeñas ramas»). Este bosque de coníferas que abarca las latitudes altas del Hemisferio Norte cubre alrededor del 11 por ciento de la superficie terrestre del planeta (véase la Figura 23.19). En América del Norte, el bosque boreal cubre la mayor parte de Alaska y Canadá y se extiende hasta el Norte de Nueva Inglaterra, con prolongaciones que se extienden por las cadenas montañosas del Oeste y los Apalaches. En Eurasia, el bosque boreal comienza en Escocia y Escandinavia y se extiende por el continente, cubriendo gran parte de Siberia, hasta el Norte de Japón.

La taiga está compuesta por cuatro zonas de vegetación principales: el ecotono bosque-tundra con formaciones abiertas de piceas achaparradas, líquenes y musgo; el bosque boreal abierto con formaciones de líquenes y picea mariana; el bosque boreal principal (Figura 23.20) con formaciones continuas de picea y pino interrumpidos por álamos y abedules en áreas perturbadas; y el ecotono bosque boreal-mixto donde el bosque boreal se convierte gradualmente en el bosque templado del Sur de Canadá y el Norte de los Estados Unidos. Al ocupar, en la mayor parte, tierra que en el pasado estuvo congelada, la taiga es también una región de lagos fríos, ciénagas, ríos y matorrales de alisos.

En la taiga predomina un clima continental frío con variaciones estacionales fuertes. Los veranos son cortos, frescos y húmedos y los inviernos son prolongados, rigurosos y secos, con un período de nevadas prolongado. Los inviernos más secos y las fluctuaciones estacionales más extremas se dan en el interior de Alaska y Siberia central, que experimentan extremos de temperatura estacional de 100 °C (diferencia entre las temperaturas anuales mínima máxima).

Gran parte de la taiga se encuentra bajo la influencia del permafrost, que impide la infiltración y mantiene una humedad alta en el suelo. El permafrost es la superficie subyacente permanentemente congelada que puede abarcar

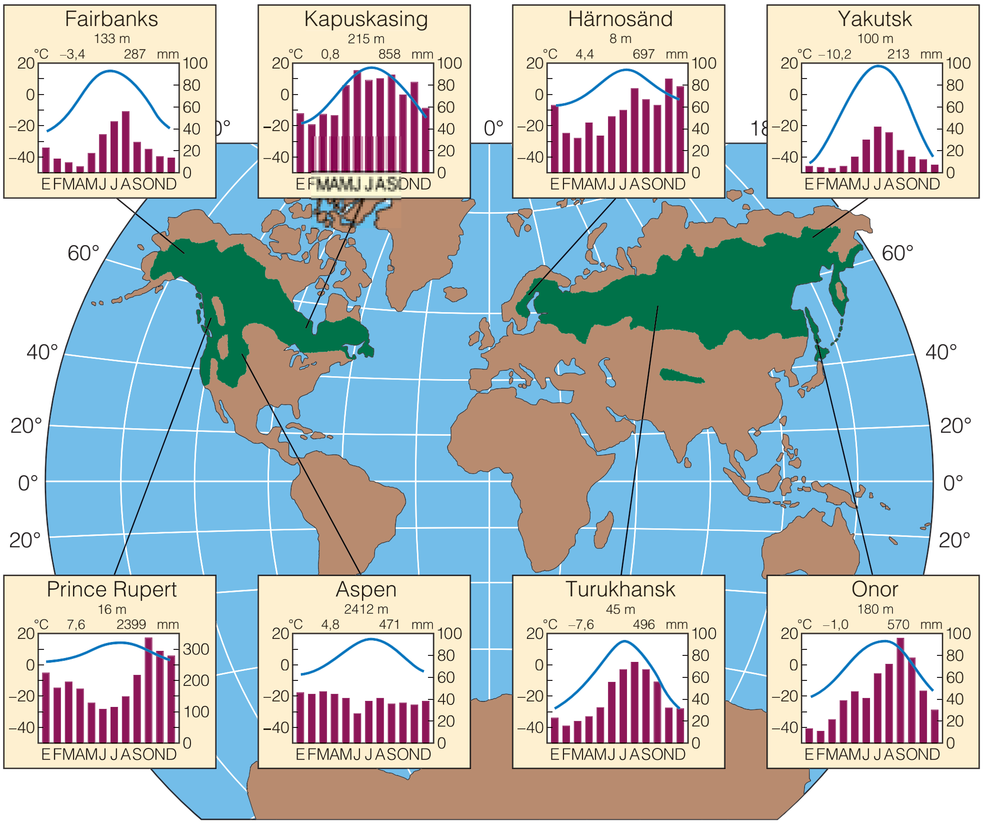

Fairbanks
133 m
°C −3,4 287 mm
Kapuskasing
215 m
°C 0,8 858 mm
Härnösand
8 m
°C 4,4 697 mm
Yakutsk
100 m
°C −10,2 213 mm
Prince Rupert
16 m
°C 7,6 2399 mm
Aspen
2412 m
°C 4,8 471 mm
Turukhansk
45 m
°C −7,6 496 mm
Onor
180 m
°C −1,0 570 mm
20
0
−20
−40
100
80
60
40
20
0
300
200
100
E F M A M J J A S O N D
60°
40°
20°
0°
20°

Figura 23.19 | Distribución geográfica de los ecosistemas de bosques de conífera del mundo y climodiagramas asociados que muestran los patrones a largo plazo de la temperatura y la precipitación mensual para los lugares seleccionados. (Adaptado de Archibold 1995.)

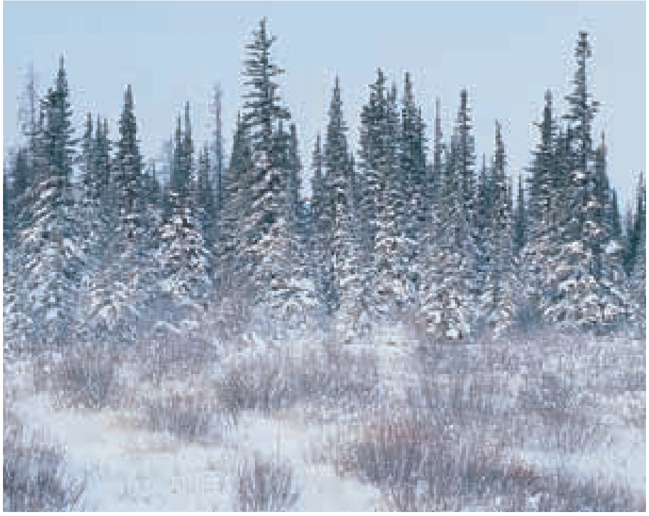


Figura 23.20 | La picea negra es la conífera predominante en la taiga de América del Norte.

cientos de metros de profundidad. Se desarrolla donde las temperaturas del suelo permanecen por debajo de 0 °C durante períodos de tiempo prolongados. Sus capas superiores pueden derretirse en el verano y se vuelven a congelar en el invierno. Dado que el permafrost es impermeable, fuerza al agua a permanecer allí y circular sobre él. De ese modo, el suelo permanece empapado aún cuando la precipitación es baja, lo cual permite la existencia de plantas en las partes más secas del Ártico.

Los incendios constituyen eventos recurrentes en la taiga. Durante los períodos de sequía, los incendios pueden eliminar cientos de miles de hectáreas. La totalidad de las especies boreales, tanto los árboles de hoja ancha como las coníferas, están bien adaptadas al fuego. A menos que se trate de un incendio muy grave, el fuego proporciona un semillero para la regeneración de los árboles. Las quemaduras leves en la superficie favorecen a las especies de caducifolias de etapa de sucesión temprana. Los incendios más graves eliminan la competencia de la caducifolias y favorecen la regeneración de la picea y el pino de Banks.

El bosque boreal tiene una comunidad animal única. El reno (*Rangifer tarandus*), que se encuentra en una zona amplia y se alimenta de hierbas, juncias, y en especial de líquenes, habita bosques abiertos de piceas y líquenes. Junto con el reno se encuentra el alce americano (*Alces alces*), denominado alce en Eurasia, que es el ciervo más grande de todos. Se trata de un mamífero de tierras bajas que se alimenta de vegetación acuática y emergente como alisos y sauces. La liebre americana (*Lepus americanus*) cíclica compite con el alce americano en cuanto al ramoneo. La ardilla roja (*Sciurus hudsonicus*) arbórea habita las coníferas y se alimenta de piñas jóvenes portadoras de polen y semillas de picea y abeto; y el puercoespín (*Erethizon dorsatum*) se alimenta de hojas, pequeñas ramas y la corteza interna de los árboles. Estas especies son presa de una variedad de depredadores entre los que se encuentran el lobo, el lince (*Lynx canadensis*), la marta americana (*Martes americana*) y los búhos. En la taiga también anidan aves migratorias neotropicales y habitan aves del Norte que se alimentan de semillas tales como los piquituertos (*Loxia* spp.), los picogordos (*Coccothraustes* spp.), y los pinzones (*Carduelis* spp.).

Los insectos herbívoros más importantes tienen una gran importancia ecológica y económica, entre ellos se encuentra la oruga de los brotes de las piceas (*Choristoneura fumiferana*). A pesar de que constituyen ítems alimentarios importantes para las aves insectívoras de verano, estos insectos experimentan explosiones periódicas durante las cuales deshojan y matan grandes extensiones de bosque.

La producción primaria neta de los bosques boreales generalmente es baja en comparación con los bosques más templados, encontrándose limitada por los nutrientes bajos, las temperaturas más frías y la estación de crecimiento corta. De modo similar, los ingresos de hojarasca son bajos en comparación con los bosques de la zona templada más cálida. Sin embargo, las tasas de descomposición son bajas en condiciones de frío y humedad, dando como resultado la acumulación de materia orgánica. Los suelos son principalmente espodosoles (véase la Figura 5.12) caracterizados por una capa orgánica gruesa. Los suelos minerales que se encuentran debajo de bosques de coníferas maduros son comparativamente estériles, y el crecimiento a menudo se limita por la tasa en la cual los nutrientes minerales se reciclan a través del ecosistema.

23.9 | La precipitación baja y las temperaturas frías definen la tundra ártica

Alrededor de la parte superior del hemisferio Norte se encuentra una llanura congelada, cubierta por juncias, brezos y sauces, salpicada con lagos y atravesada por ríos (Figura 23.21). Denominada tundra, su nombre proviene

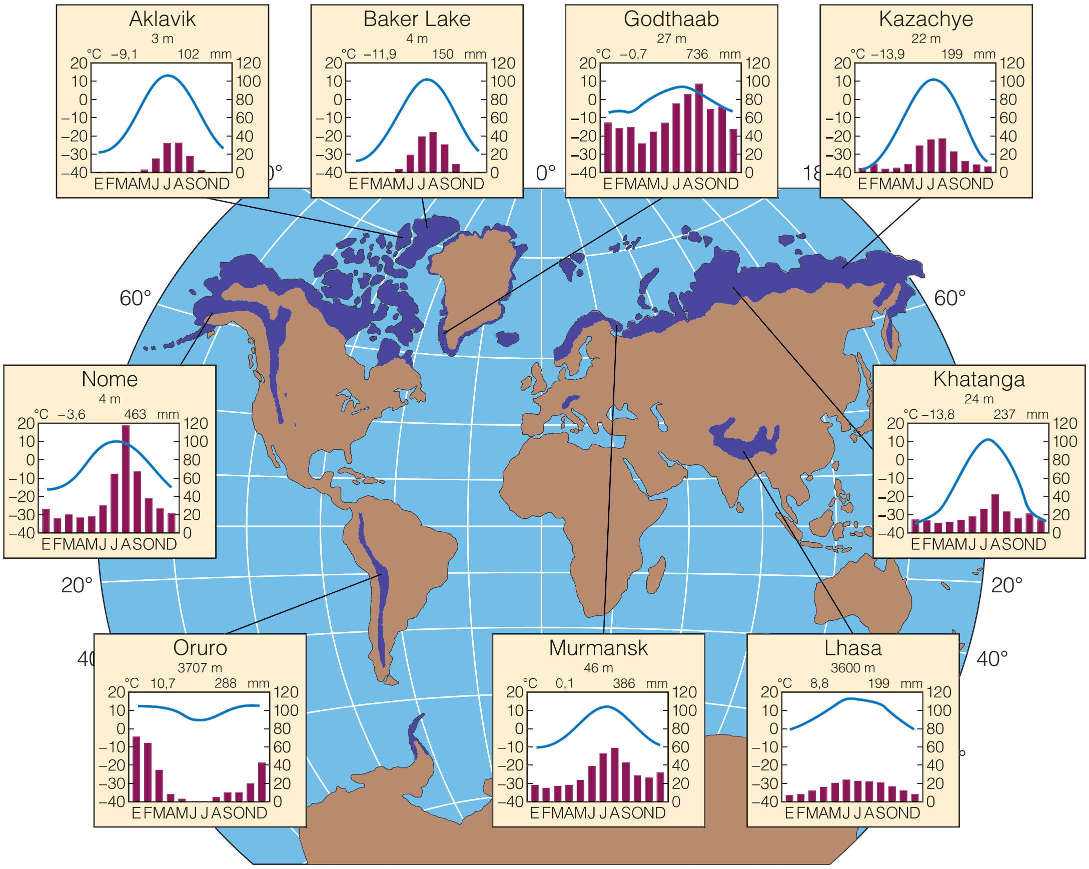


Figura 23.21 | Distribución geográfica de los ecosistemas de tundra del mundo y climodiagramas asociados que muestran los patrones a largo plazo de la temperatura y la precipitación mensual para los lugares seleccionados. (Adaptado de Archibold 1995.)

del término finlandés *tunturi*, que significa «llanura sin árboles.» Existen dos tipos amplios de tundra ártica: la *tundra* con un porcentaje de hasta 100 por ciento de cobertura vegetal y suelo de mojado a húmedo, y el *desierto polar* con un porcentaje menor del 5 por ciento de cobertura vegetal y suelo seco.

Las condiciones únicas de la tundra ártica son producto de un mínimo de tres fuerzas que interactúan: el permafrost, la vegetación y la transferencia de calor. La vegetación y su materia orgánica acumulada protegen al permafrost mediante la sombra y el aislamiento, lo cual reduce el calentamiento y retarda el deshielo del suelo en el verano. A su vez, el permafrost enfría el suelo, retardando el crecimiento general de partes vegetales, tanto encima como debajo del suelo, limitando la actividad de los microorganismos del suelo y disminuyendo la aireación y el contenido de nutrientes del suelo. La congelación y el deshielo alternos de la capa superior del suelo crea las formas terrestres únicas y con patrones simétricos que son típicas de la tundra (Figura 23.22). Esta acción de congelación empuja piedras y otros materiales en dirección ascendente y hacia el exterior desde el suelo para formar una superficie con diseño de ondulaciones congeladas, *frost boils*, franjas de tierra y polígonos de piedra. En suelo en pendiente, el deslizamiento, el empuje del hielo y el flujo en sentido descendente de suelo supersaturado sobre el permafrost forma *terrazas de solifluxión* o «suelo circulante». Este deslizamiento gradual en sentido descendente de suelos y rocas finalmente redondea crestas y otras irregularidades de la topografía. Tal moldeado del paisaje por acción de la congelación, denominada *crioturbación* es mucho más importante que la erosión en lo que respecta al desgaste del paisaje ártico.

Estructuralmente, la vegetación de la tundra es simple. La cantidad de especies tiende a ser baja y de crecimiento lento. Sólo pueden sobrevivir aquellas especies capaces de soportar la perturbación constante del suelo, el embate del viento y la abrasión de las partículas de tierra y hielo que transporta el viento. El suelo bajo está cubierto por un complejo de juncos de algodón, juncias y *Sphagnum*. Los sitios con buen drenaje sustentan matorrales de brezo, sauces y abedules enanos, hierbas, musgos y líquenes. Los sitios más secos y expuestos contienen brezos dispersos y líquenes incrustantes y foliosos que crecen en la roca. Las plantas árticas se diseminan a sí mismos casi por completo mediante medios vegetativos, a pesar de que existen en el suelo semillas viables de cientos de años.

En la tundra ártica las plantas son fotosintéticamente activas unos 3 meses al año. A medida que la cubierta de nieve desaparece, las plantas comienzan la actividad fotosintética. Maximizan el uso de la estación de crecimiento y de la luz fotosintetizando durante el período de 24 horas de luz, aún a medianoche cuando la luz es la décima parte de intensa que la del mediodía. Las hojas casi erectas de algunas plantas árticas permiten la interceptación casi completa del sol ártico de poco ángulo.

Gran parte de la fotosíntesis se dirige a la producción de nuevo crecimiento, pero cerca de 1 mes antes de la finalización de la estación de crecimiento, las plantas dejan de asignar los productos de la fotosíntesis a la biomasa aérea.

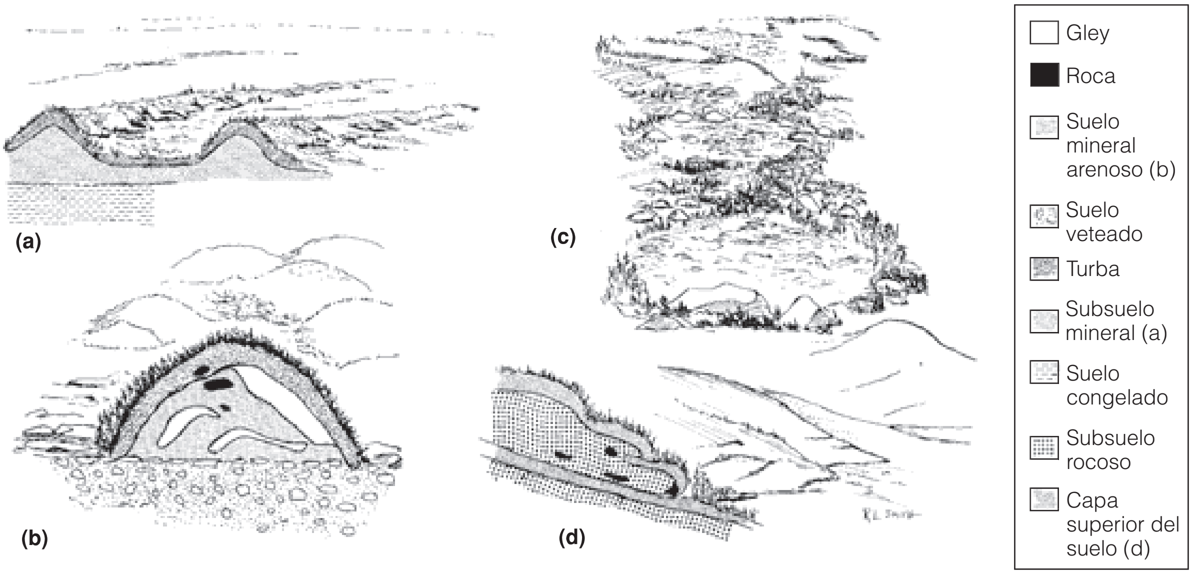


Figura 23.22 | Formas de tierra con patrones comunes en la región de la tundra: **(a)** franjas de tierra; **(b)** ondulaciones congeladas; **(c)** polígonos y redes de piedra; y **(d)** una terraza de solifluxión.

Obtienen nutrientes de las hojas y los trasladan a las raíces y a la biomasa subterránea, fijando 10 veces la cantidad almacenada por las praderas templadas.

Estructuralmente, la mayor parte de la vegetación de la tundra es subterránea. La relación raíz-brotes de las plantas vasculares varía entre 3:1 y 10:1. Las raíces se concentran en el suelo superior que se descongela durante el verano, y las partes aéreas rara vez alcanzan una altura superior a los 30 cm. No es sorprendente, entonces, que la producción anual neta subterránea por lo común triplique a la producción aérea.

La tundra alberga vida animal fascinante a pesar de que la diversidad de especies es baja. Los invertebrados se concentran cerca de la superficie, donde existen poblaciones abundantes de gusanos blancos segmentados (Enchytraeidae), colémbolos, y moscas (Diptera), principalmente *craneflies*. El verano en la tundra ártica trae una multitud de moscas negras (*Simulium* spp.), tábanos (*Chrysops* spp.) y mosquitos. Los vertebrados predominantes en la tundra ártica son herbívoros, inclusive el lemming, la liebre ártica, el reno y el buey almizclero (*Ovibos moschatus*). A pesar de que el reno tiene la mayor biomasa herbívora, los lemmings, que se reproducen durante todo el año, pueden alcanzar densidades de hasta 125 a 250 individuos por hectárea, consumiendo una cantidad de forraje entre tres y seis veces mayor a la que consume el reno. Las liebres árticas que se alimentan de sauces se dispersan en invierno y se congregan en áreas más restringidas en verano. Los renos son ramoneadores extensivos, que se dispersan en la tundra en verano para alimentarse de juncias. Los bueyes almizcleros son ramoneadores más intensivos, que se limitan a áreas más localizadas donde se alimentan de juncias, gramíneas y sauces enanos. Las aves herbívoras son pocas, con predominio de los lagópodos y los gansos migratorios.

El principal carnívoro ártico es el lobo, que caza bueyes almizcleros, renos y lemmings cuando estos son abundantes. Entre los depredadores de tamaño mediano a pequeño se encuentran el zorro ártico (*Alopex lagopus*), que caza liebres árticas y varias especies de comadreja, que cazan lemmings. Los búhos nivales (*Nyctea scandiaca*) y los págalos (*Stercorarius* spp.) también se alimentan de lemmings. Los correlimos (*Tringa* spp.), chorlitos (*Pluvialis* spp.), escribanos (*Calcarius* spp.) y las aves acuáticas, que anidan en la amplia extensión de charcas y suelo pantanoso, se alimentan de una gran cantidad de insectos.

En latitudes más bajas, la tundra alpina tiene lugar en las montañas más altas del mundo. La tundra alpina es un terreno de laderas llenas de rocas, pantanos, praderas y matorrales arbustivos. El ambiente de la tundra alpina es riguroso. Es una tierra de vientos fuertes, nieve, frío y temperaturas con fluctuaciones amplias. Durante el verano, la temperatura en la superficie del suelo varía entre 40 °C y 0 °C. La atmósfera es delgada por lo cual la intensidad de la luz, en especial la ultravioleta, es elevada en días despejados. Las tundras alpinas tienen poco permafrost, que se encuentra confinado principalmente en las altitudes. Al no contar con permafrost, los suelos son más secos. Sólo en las praderas alpinas húmedas y en los pantanos las condiciones de humedad del suelo son comparables a las del ártico. La precipitación, en especial las nevadas y la humedad, es más alta en las regiones alpinas que en la tundra ártica, pero la topografía escarpada induce a un escurrimiento rápido del agua.

Resumen

Distribución de ecosistemas y adaptaciones vegetales (23.1)

Los ecosistemas terrestres pueden clasificarse en categorías amplias llamadas biomas. Los biomas se clasifican según los tipos de vegetales predominantes. Existen al menos ocho tipos de biomas terrestres principales: bosque tropical, bosque templado, bosque de coníferas (taiga o bosque boreal), sabana tropical, praderas templadas, chaparral (formaciones arbustivas), tundra y desierto. Estas amplias categorías reflejan la contribución relativa de tres formas de vida vegetal generales: los árboles, los arbustos y las gramíneas. La interacción entre la humedad y la temperatura es el factor principal que limita la naturaleza y la distribución geográfica de los ecosistemas terrestres.

Los ecosistemas terrestres se clasifican en función de la estructura de la vegetación, que por lo común se definen según las formas de vida vegetal predominantes (gramíneas, arbustos y árboles). Las restricciones impuestas a las adaptaciones de estas formas principales de vida vegetal respecto de las características del ambiente físico (clima y suelos) determinan sus patrones de predominio junto con los gradientes de temperatura y humedad. Los patrones de predominio de forma de vida vegetal junto con estos dos gradientes determinan la correspondiente distribución de los ecosistemas de los que toman su nombre.

Selvas tropicales (23.2)

La estacionalidad de las lluvias determina los tipos de selvas tropicales. En las selvas lluviosas, asociadas con un nivel elevado de lluvias no estacional, predominan los árboles perennifolios de hoja ancha. Se caracterizan por su enorme diversidad de vida vegetal y animal. La estructura vertical de la selva está dividida en cinco capas generales: árboles emergentes, bóveda superior alta, estrato de árboles bajos, sotobosque de arbustos y una capa de suelo compuesta por hierbas y helechos. En la selva tropical son evidentes las lianas o enredaderas, las epífitas que crecen en los árboles de forma ascendente y las enredaderas que crecen de forma descendente desde la bóveda hacia el suelo. Cerca del 90 por ciento de las especies de primates viven en las selvas tropicales.

Las selvas tropicales soportan niveles elevados de producción primaria. La gran cantidad de lluvias y las temperaturas cálidas constantes también dan como resultado altas tasas de descomposición y del ciclo de los nutrientes.

Los bosques tropicales secos pasan por una estación seca de extensión variable, durante la cual los árboles y los arbustos dejan caer sus hojas (caducifolios de periodos de sequía). Las hojas vuelven a crecer al comienzo de la estación de lluvias. La mayoría de los bosques tropicales secos se han perdido debido a la agricultura y el pastoreo, además de por otras perturbaciones.

Sabanas tropicales (23.3)

Las sabanas se caracterizan por un predominio conjunto de gramíneas y plantas leñosas. Éstas son características de regiones donde se alternan las estaciones húmedas y secas. Las sabanas presentan desde gramíneas con árboles ocasionales a arbustos a comunidades donde los árboles forman una bóveda casi continua en función de la precipitación y la textura del suelo.

Tanto la producción como la descomposición en los ecosistemas de la sabana están íntimamente ligadas a la estacionalidad de la precipitación.

Las sabanas sustentan una gran variedad de herbívoros, invertebrados y vertebrados. En la sabana africana predomina una población grande y diversa de fauna ungulada y carnívoros asociados.

Desiertos (23.4)

Los desiertos ocupan alrededor de una séptima parte de la superficie terrestre y están confinados en gran parte a dos zonas que se encuentran entre las latitudes 15° y 30° de los hemisferio Norte y Sur. Los desiertos surgen de masas de aire seco descendentes dentro de estas regiones, las sombras de lluvia de las cadenas montañosas costeras y la lejanía de la humedad oceánica. Existen dos tipos amplios de desierto: los desiertos fríos ejemplificados por la Gran Cuenca de América del Norte, y los desiertos cálidos, como el Sahara. Los desiertos son estructuralmente simples con arbustos dispersos, plantas efímeras y una topografía abierta y desolada. En este ambiente riguroso, las plantas y los animales han desarrollado modos de evitar la aridez y las altas temperaturas ya sea evadiendo o resistiendo la sequía. A pesar de su aridez, los desiertos albergan una diversa vida animal, especies herbívoras notablemente oportunistas y carnívoros.

Formación arbustiva (23.5)

Los arbustos tienen una estructura con muchas ramas y baja altura. Las formaciones arbustivas son difíciles de clasificar debido a la variedad de climas en los que los arbustos pueden ser un componente dominante o codominante de una comunidad vegetal. Sin embargo, en cinco regiones muy distantes a lo largo de los márgenes occidentales de los continentes, entre las latitudes 30° y 40°, se encuentran los ecosistemas mediterráneos en los que predominan los arbustos perennifolios y los árboles esclerófilos que se han adaptado al clima definido de veranos secos e inviernos frescos y húmedos. Estas formaciones arbustivas están adaptadas al fuego y son muy inflamables.

Bosques templados (23.6)

Los bosques caducifolios de hoja ancha se encuentran en los ambientes más húmedos de la región templada cálida. Alguna vez cubrieron grandes áreas de Europa y China, pero su distribución se ha reducido debido a la actividad humana. En América del Norte, los bosques caducifolios aún son generalizados. Ellos incluyen una variedad de tipos tales como haya-arce y roble-nogal americano; el desarrollo más grande se encuentra en el bosque mesofítico mixto de los Apalaches no sometidos a la acción de los glaciares. Los bosques caducifolios bien desarrollados tienen cuatro estratos: bóveda superior, bóveda inferior, capa de arbustos y capa del suelo. La estructura vertical influencia la diversidad y la distribución de la vida en el bosque. Determinadas especies están asociadas con cada estrato.

Praderas templadas (23.7)

Las praderas naturales ocupan regiones donde la cantidad de lluvia es de entre 250 mm y 800 mm por año. Alguna vez cubrieron áreas extensas del planeta, pero su extensión ha disminuido a una fracción de su tamaño original debido a su transformación en campos de cultivo y tierras de pastoreo.

Las praderas varían según el clima y la geografía. Las praderas nativas de América del Norte, influenciadas por la disminución de las precipitaciones de este a oeste, están compuestas por la pradera de hierbas altas, la pradera de hierbas mixtas, la pradera de hierbas bajas y las praderas del desierto. Eurasia tiene estepas, América del Sur las *pampas,* y el Sur de África el *veldt.* La pradera está compuesta por una capa herbácea efímera que surge de coronas, nudos y rosetas de las plantas. Además, existe una capa del suelo y una capa de raíces altamente desarrollada. Dependiendo de su historial de incendios y del grado de ramoneo y segado, las praderas acumulan una capa de residuos orgánicos.

Las praderas albergan una diversa vida animal en la que predominan las especies herbívoras, tanto invertebrados como vertebrados. Las praderas albergaron manadas de grandes ungulados ramoneadores tales como el bisonte en América del Norte, manadas migratorias de ñus en África y los canguros marsupiales en Australia. Las praderas se desarrollaron bajo la presión selectiva del ramoneo. A pesar de que los ramoneadores más conspicuos son los grandes herbívoros, los principales consumidores son los invertebrados. El mayor consumo tiene lugar debajo del suelo, donde los herbívoros predominantes son nemátodos.

Bosques de coníferas (23.8)

Los bosques de coníferas de las regiones templadas incluyen los bosques de pino de alta montaña y los bosques de pino de altitudes menores de Eurasia y América del Norte y los bosques lluviosos templados del Pacífico Noroccidental.

Al Norte del bosque de coníferas templado se encuentra la taiga circumpolar, o bosque boreal, el bioma más grande de la Tierra. Caracterizada por un clima continental frío, la taiga está compuesta por cuatro zonas principales: el ecotono forestal, el bosque boreal abierto, el bosque boreal principal y el ecotono forestal boreal-mixto.

El permafrost, cuyo mantenimiento está influenciado por la cubierta de árboles y del suelo, ejerce una fuerte influencia en el patrón de la vegetación, así como también lo hacen los incendios recurrentes. Las piceas y los pinos predominan en el bosque boreal con comunidades sucesionales de abedul y álamo. La cubierta del suelo debajo de la picea está compuesta principalmente por musgo; en las formaciones abiertas de picea y pino, la cubierta está compuesta mayoritariamente por líquenes. Entre los herbívoros principales de la región boreal se encuentran el reno, el alce americano (denominado alce en Europa), y la liebre americana. Entre los depredadores se encuentran el lobo, el lince y la marta americana.

Tundra (23.9)

La tundra ártica se extiende más allá de la línea de árboles del límite Norte del hemisferio Norte. Se caracteriza por la baja temperatura, la baja precipitación, una estación de crecimiento corta, una superficie subyacente congelada a perpetuidad (el permafrost) y un paisaje moldeado por congelación. Las especies de plantas son pocas, las formas de crecimiento son bajas, y las tasas de crecimiento son bajas. En gran parte del ártico, la vegetación predominante es el junco de algodón, la juncia y el brezo enano. Ellos explotan los largos días del verano fotosintetizando durante las 24 horas de luz. La mayor parte del crecimiento vegetal es subterráneo. La comunidad animal es baja en diversidad pero única. El verano en el ártico trae una multitud de insectos, suministrando una rica fuente de comida para las aves de la costa. Los vertebrados predominantes son el lemming, la liebre ártica, el reno y el buey almizclero. Los carnívoros más importantes son el lobo, el zorro ártico y el búho nival.

Las tundras alpinas se dan en las montañas del mundo. Se caracterizan por presentar grandes fluctuaciones de temperatura, vientos fuertes, nieve y una atmósfera delgada.

Preguntas de estudio

1. ¿Cuáles son las principales diferencias entre la selva lluviosa tropical y el bosque seco tropical?
2. ¿Cuáles son los estratos principales en la selva lluviosa tropical?
3. ¿De qué modo el ambiente cálido y húmedo de la selva tropical influencia las tasas de producción primaria neta y de descomposición?
4. ¿Qué tipos de árboles caracterizan la selva lluviosa tropical (tipo de hoja)?
5. ¿Qué distingue a las sabanas de los ecosistemas de pradera?
6. ¿En qué condiciones climáticas se encuentran ecosistemas de sabana tropical?
7. ¿De qué modo la estacionalidad influencia las tasas de producción primaria neta y de descomposición en los ecosistemas de sabana?
8. ¿Qué características de clima regional conducen a la formación de ecosistemas de desierto?
9. ¿Qué clima caracteriza a los ecosistemas mediterráneos?
10. ¿Qué tipo de hojas son características de las plantas mediterráneas?
11. ¿Qué tipo de hojas son características de los árboles de ecosistemas forestales templados?
12. ¿De qué modo la estacionalidad de la temperatura influye en la estructura y la producción de los ecosistemas forestales templados?
13. ¿Cuál es el clima característico de las praderas templadas?
14. ¿De qué modo la precipitación anual influye en la estructura y la productividad de los ecosistemas de pradera?
15. ¿Qué tipos de árboles caracterizan el bosque boreal?
16. ¿Qué es el permafrost, y cómo influye en la estructura y la producción de los ecosistemas forestales boreales?
17. ¿Cuáles son las características físicas y biológicas de la tundra ártica?
18. ¿En qué se diferencian la tundra alpina de la tundra ártica?

Bibliografía adicional

Archibold, O. W. 1995. *Ecology of world vegetation*. Londres: Chapman & Hall.

Una referencia excelente para aquellos interesados en la geografía y la ecología de los ecosistemas terrestres.

Bliss, L. C., O. H. Heal y J. J. Moore, eds. 1981. *Tundra ecosystems: A comparative analysis*. Nueva York: Cambridge University Press.

Una referencia importante relativa a la geografía, la estructura y la función de estos ecosistemas de latitud alta.

Bonan, G. B. y H. H. Shugart. 1989. *Environmental factors and ecological processes in boreal forests. Annual Review of Ecology and Systematics* 20:1-18.

Un trabajo de revisión excelente que brinda una buena introducción a los ecosistemas de bosques boreales.

Evenardi, M., I. Noy-Meir y D. Goodall, eds. 1986. *Hot deserts and arid shrublands of the world*. Ecosystems of the World 12A and 12B. Amsterdam: Elsevier Scientific.

Un trabajo de referencia importante acerca de la geografía y la ecología de los desiertos del mundo.

French, N., ed. 1979. *Perspectives on grassland ecology*. Nueva York: Springer-Verlag.

Este texto brinda un buen resumen de la ecología de pradera.

Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. *Ecology of tropical dry forests. Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.

Este trabajo brinda una perspectiva general de la distribución y la ecología de los bosques secos tropicales, uno de los ecosistemas terrestres bajo mayor peligro.

Reichle, D. E., ed. 1981. *Dynamic properties of forest ecosystems.* Cambridge, Inglaterra: Cambridge Univ. Press.

La fuente de referencia principal en lo que respecta a la ecología y la función de los ecosistemas de bosque alrededor del mundo.

Richards, P. W. 1996. *The Tropical rain forest: An ecological study,* 2nd ed. Nueva York: Cambridge University Press.

Una edición de un libro clásico revisada minuciosamente sobre la ecología de las selvas lluviosas tropicales.

Sinclair, A. R. E. y P. Arcese, eds. 1995. *Serengeti II: Dynamics, management, and conservation of an ecosystem.* Chicago: University of Chicago Press.

Un estudio magistral de un ecosistema. Una referencia valiosa en relación con la ecología de los ecosistemas de sabana tropical.

Capítulo 24 | Ecosistemas acuáticos

24.1 Los lagos tienen diversos orígenes
24.2 Los lagos presentan características físicas bien definidas
24.3 Los organismos vivos varían en las diferentes zonas de los lagos
24.4 El carácter de un lago refleja su paisaje circundante
24.5 Los ecosistemas de aguas corrientes varían en su estructura y tipo de hábitats
24.6 La vida está altamente adaptada a las aguas corrientes
24.7 El ecosistema de aguas corrientes es un ambiente en continuo cambio
24.8 Los ríos fluyen hacia el mar, formando estuarios
24.9 El océano presenta zonación y estratificación
24.10 Las comunidades pelágicas varían entre las zonas verticales
24.11 El bentos constituye un mundo propio
24.12 Los arrecifes de coral son ecosistemas complejos construidos por colonias de corales
24.13 La productividad de los océanos está condicionada por la luz y los nutrientes

Mientras que los científicos clasifican los ecosistemas terrestres según sus formas de vida vegetal dominantes, la clasificación de los ecosistemas acuáticos se basa principalmente en las características del ambiente físico. Una de las principales características que influyen en la adaptación de los organismos al ambiente acuático es la salinidad del agua (véase el Apartado 4.5). Por esta razón, los ecosistemas acuáticos entran dentro de dos categorías principales: de agua dulce o de agua salada (o marina). Estas categorías se dividen a su vez en una cantidad de tipos de ecosistemas basados en el sustrato, la profundidad y la corriente de agua y en el tipo de organismos dominantes (generalmente vegetales).

Los ecólogos subdividen los sistemas marinos en dos grandes categorías: sistemas costeros y de aguas abiertas. Los ecosistemas de agua dulce se clasifican en base a la profundidad y a la corriente del agua. Las aguas corrientes, o ecosistemas **lóticos**, incluyen ríos y arroyos. Las aguas quietas, o ecosistemas **lénticos**, incluyen estanques, lagos y humedales del interior.

Todos los ecosistemas acuáticos, de agua dulce y marina, se relacionan directa o indirectamente como componentes del ciclo hidrológico (Figura 24.1; véase también el Apartado 4.1). El agua evaporada de los ambientes oceánicos y terrestres cae en forma de precipitaciones. Esa parte de las precipitaciones que permanece en la superficie del terreno (es decir, que no se filtra en el suelo ni se evapora) sigue un camino determinado debido a la gravedad y a la topografía, más concretamente, por la geomorfología. Los ecosistemas de aguas corrientes comienzan en los arroyos. Estos arroyos, a su vez, se fusionan formando ríos mientras siguen la topografía del paisaje o se reúnen en cuencas y terrenos inundables para formar ecosistemas de aguas quietas, como los estanques, lagos y humedales del interior. Los ríos finalmente fluyen hacia la costa, formando

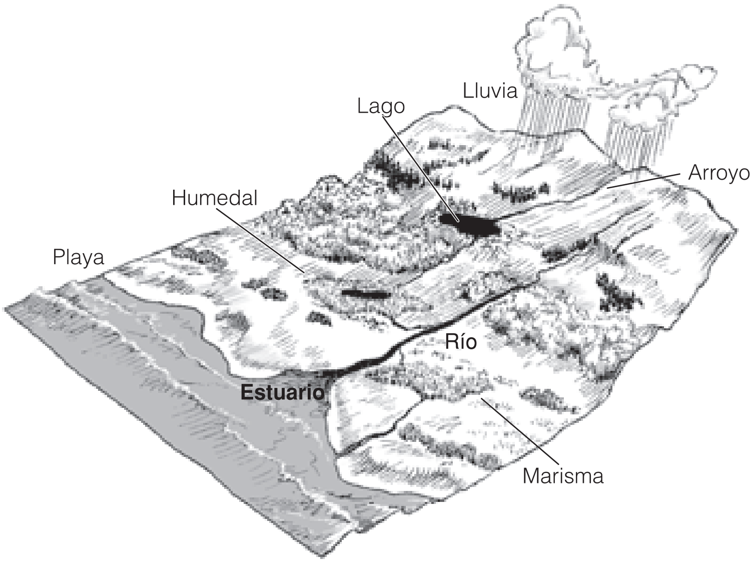


Figura 24.1 | Paisaje terrestre y marino ideal que muestra las conexiones entre varios tipos de ecosistemas acuáticos a través del ciclo del agua. Vaya a GRAPHit! en **www.ecologyplace.com** para conocer los recursos de agua dulce a nivel mundial.

estuarios, los cuales representan la transición de agua dulce a marina.

En este capítulo examinaremos las características básicas de los ecosistemas acuáticos, tanto de agua dulce como marina. Comenzaremos por los ecosistemas de agua dulce, con un análisis de los ecosistemas lénticos (lagos y estanques) y luego nos ocuparemos de los ecosistemas lóticos, siguiendo el camino y las características variables de los arroyos cuando se unen para formar ríos, y finalmente fluyen a ambientes costeros. Después de examinar los ambientes de los estuarios donde el agua dulce se mezcla con la del mar, concluiremos con un examen de los ambientes marinos que cubren más del 70 por ciento de la superficie de la Tierra.

24.1 | Los lagos tienen diversos orígenes

Los lagos y estanques son depresiones tierra adentro que contienen agua estancada (Figura 24.2). Su profundidad varía entre 1 m y más de 2.000 m. Sus dimensiones son desde pequeños estanques de menos de una hectárea a grandes lagos que cubren miles de kilómetros cuadrados. Los estanques son pequeños espejos de agua tan someros que las plantas enraizadas pueden crecer en gran parte del fondo. Algunos lagos son tan grandes que parecen ambientes marinos. La mayoría de los estanques y lagos tienen cursos de salida del agua y ambos pueden tener características más o menos temporales sobre el paisaje, desde el punto de vista de la geología.

Algunos lagos se han formado por erosión glacial y por deposiciones. Laderas erosionadas en los valles de las altas montañas, cuencas esculpidas por glaciares que se llenaron con agua de lluvia y nieve derretida para formar lagos de montaña. Los glaciares en retirada de los valles dejaron tras ellos valles en forma de U cubiertos de depósitos de rocas llamadas morrenas que embalsaron el agua tras de sí. Numerosos lagos glaciares y de presiones endorreicas fueron dejados atrás por los glaciares que cubrieron gran parte del Norte de Norteamérica y el Norte de Eurasia.

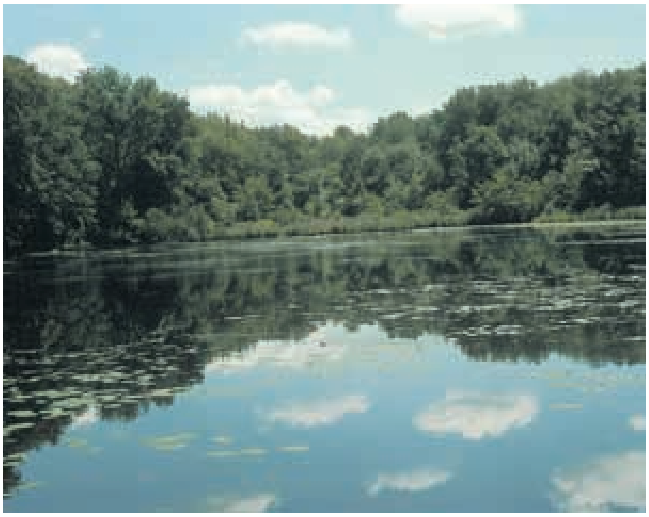


Figura 24.2 | Antiguo lago artificial para molino en Nueva Inglaterra. Obsérvese la vegetación flotante.

También se forman lagos cuando el limo, los leños a la deriva y otros escombros depositados en lechos de arroyos de movimiento lento forman un dique. Las curvas de los cursos de agua que serpentean sobre los valles llanos y las llanuras inundables a menudo son cortadas por los sedimentos, para formar lagos en forma de herradura.

Los cambios en la corteza terrestre, que elevaron las montañas o desplazaron estratos rocosos, a veces desarrollaron depresiones llenas de agua. Los cráteres de algunos volcanes extinguidos también se transforman en lagos. El deslizamiento de la tierra puede bloquear arroyos y valles para formar nuevos lagos y lagunas.

Muchos lagos y lagunas se forman mediante la actividad no geológica. Los castores hacen presas en los arroyos para formar lagunas poco profundas pero a veces amplios. Los seres humanos crean enormes lagos al construir embalses en los ríos y arroyos para generar electricidad, para irrigación o almacenamiento de agua y construyen estanques más pequeños y pantanos para recreación, pesca y para la vida salvaje (véase Cuestiones de ecología: Embalses: regulación del flujo de los ecosistemas fluviales). Las canteras y las minas de superficie también pueden formar lagunas.

24.2 | Los lagos presentan características físicas bien definidas

Todos los ecosistemas lénticos comparten ciertas características. La vida en los ecosistemas de aguas estancadas depende de la luz. La cantidad de luz que penetra en el agua no solamente recibe la influencia de la atenuación natural sino también del limo y de otros materiales arrastrados al lago y del crecimiento del fitoplancton. Las temperaturas varían estacionalmente y con la profundidad (Figura 4.5). El oxígeno no puede ser limitante especialmente en verano, porque solamente una pequeña proporción del agua está en contacto directo con el aire y la respiración de los descomponedores del fondo consume grandes cantidades de oxígeno (Figura 4.8). Así, la variación del oxígeno, la temperatura y la luz influyen mucho en la distribución y en las adaptaciones de la vida en los lagos y las lagunas (véase el Capitulo 4 para obtener más detalles).

Las lagunas y los lagos pueden dividirse en estratos verticales y horizontales según la penetración de la luz y la actividad fotosintética (Figura 24.3). Las zonas horizontales son evidentes a simple vista; las verticales, influidas por la profundidad de penetración de la luz, no lo son. La **zona litoral**, o zona de aguas poco profundas, en las cuales la luz alcanza el fondo, estimulando el crecimiento de plantas enraizantes, rodea a la mayoría de los lagos y lagunas y sumerge algunas lagunas por completo. Más allá del litoral están las aguas abiertas, la **zona limnética**, que se extiende a la profundidad de la penetración de la luz. Habitan en esta zona el fitoplancton (autótrofos) y el zooplancton (heterótrofos) y el **necton**, organismos que nadan libremente, como los peces. Más allá de la profundidad y penetración efectiva de la luz está la **zona profunda**. Su comienzo está marcado por la profundidad de compensación de la luz, el punto en el cual la respiración equilibra la fotosíntesis (véase la Figura 20.8). La zona profunda depende de una lluvia de material orgánico de la zona limnética para obtener energía. Común a las zonas litoral y profunda es el tercer estrato vertical, la **zona bentónica**, o región del fondo, que

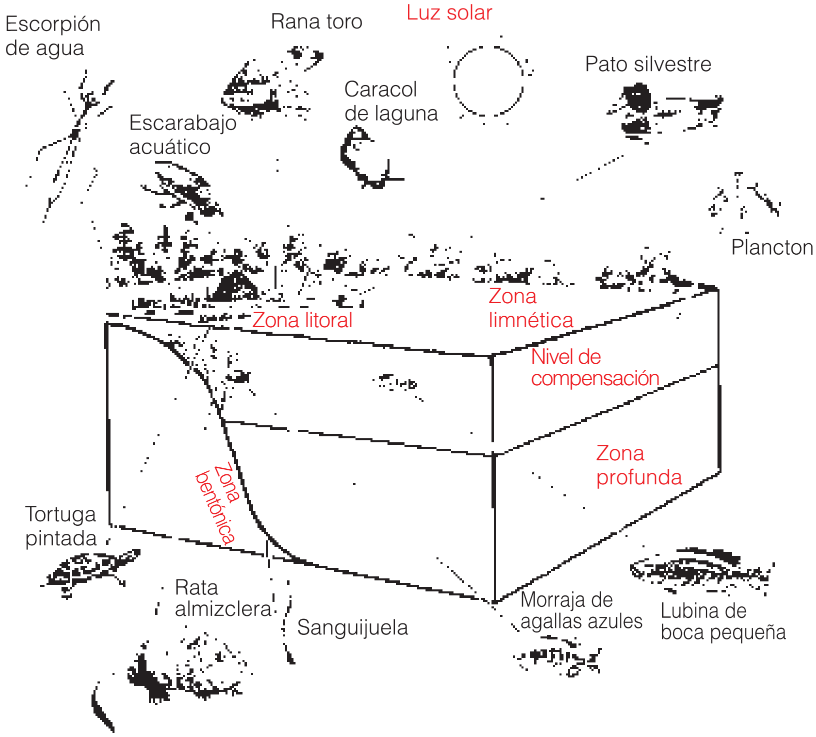


Figura 24.3 | Las zonas más importantes de un lago a mitad del verano: litoral, limnética, profunda y bentónica. El nivel de compensación es la profundidad a la cual los niveles de luz son tales que la producción bruta de fotosíntesis es igual a la respiración, de manera que la producción (primaria) es igual a cero. Los organismos mostrados son típicos de las diversas zonas en una comunidad lacustre.

es el principal lugar de descomposición. Aunque estas zonas se nombran y a menudo se describen por separado, son muy dependientes las unas de las otras en la dinámica de los ecosistemas lacustres.

24.3 | Los organismos vivos varían en las diferentes zonas de los lagos

La vida acuática es muy rica y abundante en el agua poco profunda, cerca de las orillas y en otros lugares dentro de los lagos y lagunas, en los cuales se han acumulado sedimentos en el fondo, hecho que reduce la profundidad del agua (Figura 24.4). Domina estas áreas la vegetación emergente, como son las espadañas y los juncos, plantas cuyas raíces están ancladas al lodo del fondo, los tallos más bajos están sumergidos en el agua y los tallos superiores y hojas permanecen fuera del agua. Mas allá de las plantas emergentes está la zona de plantas flotantes como las espigas de agua (*Potamogeton*) y nenúfares (*Nuphar* spp.), que ocupan el agua aún mas profunda. A profundidades demasiado grandes para las plantas flotantes viven las plantas sumergidas, como las especies de espigas de agua con sus hojas finamente laciniadas o en forma de cinta.

Asociadas a estas plantas emergentes y flotantes hay una rica comunidad de animales, entre ellos las hidras, los caracoles, los protozoos, las libélulas y los insectos acuáticos, así como el lucio (*Esox* spp.), los percasoles (*Lepomis* spp.), las garzas (Ardeidae) y los mirlos (*Agelaius* spp.) y los *Xanthocephalus xanthocephalus.* Muchas especies de peces de lagunas tienen el cuerpo comprimido que les permite moverse con facilidad a través de masas de plantas acuáticas. La zona litoral contribuye mucho a un gran ingreso de materia orgánica al sistema.

Las principales formas de vida de la zona limnética son fitoplancton y zooplancton (Figura 24.5). El fitoplancton, incluyendo los désmidos, las diatomeas y las algas filamentosas, son los principales productores de aguas abiertas y constituyen la base de la cual depende el resto de la vida en aguas abiertas. También hay pequeños animales pastadores en la columna de agua, especialmente crustáceos diminutos que se alimentan de fitoplancton. Estos animales constituyen un enlace importante en el flujo de energía de la zona limnética.

Durante la renovación de la primavera y otoño (véase el Apartado 21.8 y la Figura 21.18), el plancton se transporta hacia abajo, pero al mismo tiempo, los nutrientes liberados por descomposición en el fondo son llevados hacia arriba a las capas empobrecidas de la superficie. En primavera, cuando las aguas superficiales se calientan y se desarrolla la estratificación, el fitoplancton tiene acceso a los nutrientes y a la luz. Se desarrolla un crecimiento de primavera, seguido de un rápido agotamiento de los nutrientes y una reducción de las poblaciones planctónicas, especialmente en aguas poco profundas.

Los peces constituyen la mayoría del necton de la zona limnética. Su distribución está influida principalmente por

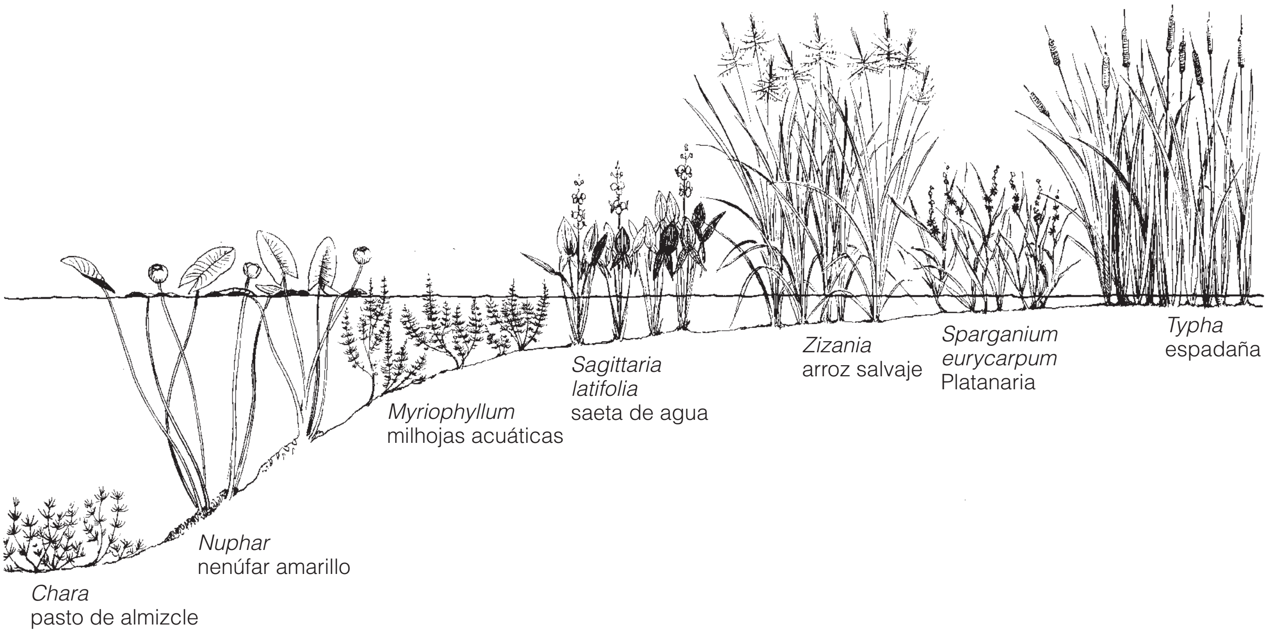
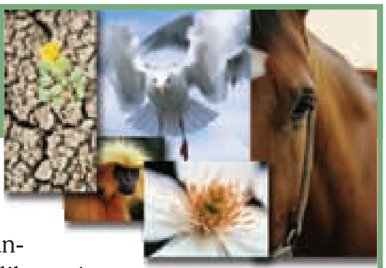


Figura 24.4 | Zonación de vegetación emergente, flotante y sumergida en el borde de un lago o laguna. Tal zonación no refleja las etapas de la sucesión sino una respuesta a la profundidad del agua (véase el Capítulo 13, Figura 13.12).

Cuestiones de ecología | **Embalses: regulación del flujo de los ecosistemas fluviales**



Los embalses contruidos en ríos y arroyos interrumpen y regulan el flujo natural del agua, afectando profundamente a la hidrología y a la ecología del río. Los embalses cambian el ambiente en el cual viven los organismos lóticos, con mucha frecuencia perjudicando a estos.

Bajo condiciones normales, los arroyos y ríos que fluyen libremente experimentan fluctuaciones estacionales en el caudal. La nieve derretida y las lluvias de comienzo de la primavera producen un cauce alto de aguas; el verano trae niveles de aguas bajos que exponen algunos de los lechos fluviales y aceleran la descomposición de la materia orgánica a lo largo de las orillas. La vida se ha adaptado a estos cambios estacionales. Con la construcción de embalses en ríos o arroyos se interrumpe la espiralización de nutrientes y el flujo del río.

Detrás de la presa el flujo de agua se ralentiza mucho, como una charca de agua que se llena y desarrolla características similares a las de un lago natural aunque mantiene algunas características del sistema lótico, como por ejemplo, el flujo de entrada de agua constante. Fuertemente fertilizado por el material descompuesto sobre la tierra recién inundada, el lago desarrolla un fuerte crecimiento de fitoplancton y, en regiones tropicales, crecimientos densos de plantas flotantes. Las especies de peces, a menudo exóticos, introducidos y que están adaptados a condiciones de tipo lacustre, reemplazan a los peces de aguas corrientes.

El tipo de balsa que puede desarrollarse depende del propósito del embalse y tiene un fuerte efecto sobre las condiciones río abajo. Los embalses de un solo propósito sirven para el control de las inundaciones o para el almacenamiento de agua; los embalses multipropósito proporcionan energía hidroeléctrica, agua de irrigación y recreación entre otros usos. Un embalse para el control de inundaciones tiene una balsa mínima; el embalse se llena solamente durante la inundación, en cuyo momento el flujo de entrada supera al de salida. Los ingenieros liberan el agua lentamente para minimizar las inundaciones río abajo. Con el tiempo, el agua retenida detrás de la represa retrocede a la profundidad original. Durante y después de la avenida, el río aguas abajo de la presa transporta una fuerte corriente durante un tiempo que erosiona el lecho fluvial. Durante las épocas normales, el flujo aguas abajo del embalse esta estabilizado. Si el embalse es para almacenamiento de agua, el pantano tendrá el tamaño de balsa máximo; pero durante periodos de escasez de agua y sequía, la bajada del nivel del agua de la balsa puede ser considerable y exponer grandes extensiones de las líneas de costa por un largo período de tiempo, estresando o haciendo que mueran gran parte de los seres vivos de la zona litoral. Solamente una cantidad mínima de agua se libera río abajo, generalmente una cantidad exigida por ley, si existe. Los embalses hidroeléctricos y de múltiple propósito mantienen una cantidad variable de agua, determinada por las necesidades del consumidor. Durante períodos de producción de energía, la descarga de agua a pulsos es suficientemente fuerte como para eliminar o desprender la vida bentónica río abajo, la cual, bajo las mejores condiciones, tiene dificultades para establecerse.

Los pantanos con grandes balsas de agua se estratifican, con una estructura vertical bien desarrollada (epilimnion, termoclinas e hipolimnion; véase la Figura 4.7). Si el agua se descarga desde la capa superior del pantano, el efecto del flujo río abajo es similar al de un lago natural. El agua cálida, rica en nutrientes y bien oxigenada, crea condiciones muy favorables para algunas especies de peces aguar abajo de la presa. Si la descarga se hace desde el hipolimnion frío, río abajo se recibe agua fría, con poco oxígeno, que transporta una acumulación de hierro y otros minerales, además de una concentración de materiales orgánicos solubles. Estas condiciones adversas para la vida del arroyo pueden persistir a lo largo de cientos de kilómetros río abajo antes de que el río alcance un punto cercano a las condiciones normales. Las estructuras con compuertas de descarga selectivas o con circulación artificial inducida para aumentar la concentración de oxígeno reducen esos problemas en algunos embalses.

El impacto de los embalses se agrava cuando se construye sobre un río una serie de embalses multipropósito. La cantidad de agua liberada que va río abajo disminuye con cada embalse hasta que al final toda el agua se consume y el río simplemente se seca. Esto describe la situación del río Colorado, el río más regulado del mundo. El río esta prácticamente seco cuando llega a México y desaparece antes de que alcance la desembocadura del Golfo de California. ●

1. ¿De qué forma el desarrollo de embalses en regiones costeras podría tener un impacto sobre especies de peces migratorias, como las poblaciones de salmón rojo a lo largo de la costa Noroeste del Pacifico de Norteamérica mencionadas en la introducción de la Cuarta parte?
2. ¿Cuál es el tipo de fuente de agua dulce (residencial, comercial y agrícola) de su comunidad? ¿El almacenamiento de agua implica un pantano? Si es así, ¿qué cuencas (arroyos y ríos) son afectadas por la(s) presa(s)?

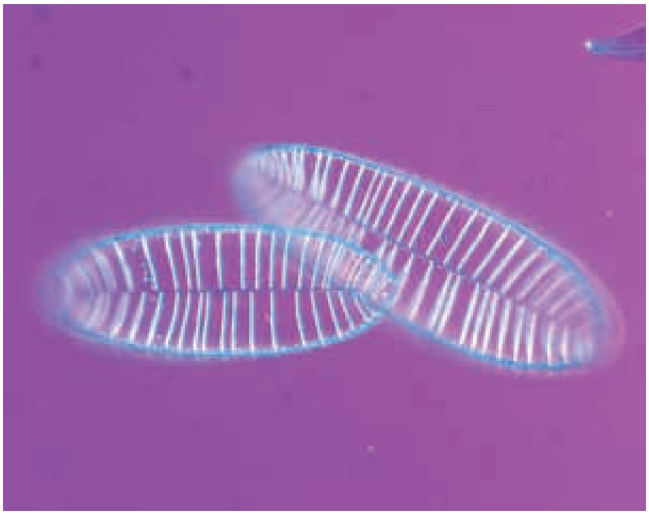


Figura 24.5 | Fitoplancton.

el suministro de alimento, oxígeno y temperatura. Durante el verano, grandes peces depredadores como la perca americana y el lucio habitan en las aguas del epilimnion más cálidas, donde el alimento es abundante. En invierno, se retiran a aguas más profundas. La trucha de lago, por otra parte, se traslada a mayores profundidades según avanza el verano. Durante el cambio de primavera y de otoño, cuando el oxígeno y la temperatura son bastante uniformes, tanto las especies de aguas cálidas como las de aguas frías ocupan todos los niveles.

La vida en la zona profunda depende no solamente del suministro de energía y nutrientes de la zona limnética superior sino también de la temperatura y de la disponibilidad de oxígeno. En aguas altamente productivas, el oxígeno puede estar limitado, debido a que los organismos descomponedores lo reducen tanto que sólo pueden sobrevivir pequeñas formas de vida aeróbicas. Solamente durante el cambio de primavera y otoño, cuando los organismos de las capas superiores entran a esta zona, la vida es abundante en las aguas profundas.

Las sustancias que se descomponen fácilmente y se desplazan hacia abajo a través de la zona profunda son parcialmente mineralizadas según se hunden. Los residuos orgánicos remanentes (cuerpos muertos de plantas y animales de aguas abiertas, y materia vegetal en descomposición de áreas de aguas poco profundas) se asientan en el fondo. Estos restos, junto con gran cantidad de otros materiales llevados allí, constituyen los sedimentos del fondo, que es el hábitat de los organismos bentónicos.

El fango del fondo es una región de gran actividad biológica, tan grande, en efecto, que las curvas de oxígeno de los lagos y estanques muestran una abrupta caída en el agua profunda justo por encima del fondo. Debido a que el abono orgánico es tan pobre en oxígeno los organismos dominantes son las bacterias anaerobias. Sin embargo, en condiciones anaerobias, la descomposición no puede dar productos finales inorgánicos. Cuando la cantidad de materia orgánica que llega al fondo es mayor que la que es utilizada por la fauna del fondo, forman un abono, rico en sulfuro de hidrógeno y metano.

Cuando el agua se hace menos profunda, el bentos cambia. La acción del agua, el crecimiento de plantas y los depósitos orgánicos recientes modifican el material del fondo, normalmente compuesto por piedras, rocas, grava, margas y arcillas. El aumento del oxígeno, de la luz y el alimento estimulan una riqueza de vida no encontrada en el fondo de la zona profunda.

Muy asociados con la comunidad bentónica están los organismos llamados de forma colectiva **perifiton** o ***aufwuchs***. Se adhieren o se trasladan a un sustrato sumergido pero no penetran en éste. Pequeñas comunidades de aufwuchs colonizan las hojas de las plantas acuáticas sumergidas, ramitas, rocas y residuos. El perifiton, especialmente las algas y diatomeas que viven sobre las plantas, crece rápidamente y se adhiere ligeramente. Los aufwuchs en las piedras, leños y residuos forman un crecimiento de tipo caparazón de cianobacterias, diatomeas, musgos acuáticos y esponjas.

24.4 | El carácter de un lago refleja su paisaje circundante

Debido a que existe una estrecha relación entre los ecosistemas terrestre y acuático, los lagos reflejan el carácter del paisaje al que pertenecen. El agua que cae sobre la tierra fluye por la superficie y se mueve a través del suelo para entrar en los manantiales, arroyos y lagos. El agua transporta consigo limo y nutrientes disueltos. Las actividades humanas, incluyendo la construcción de carreteras, la tala de bosques, minería, construcción y agricultura, agregan otra gran carga al limo y a los nutrientes, especialmente nitrógeno, fósforo y materia orgánica. Estos aportes enriquecen los sistemas acuáticos, proceso llamado **eutroficación**. El término **eutrofia** (del griego eutrophos, «bien nutrido») hace referencia a una condición de riqueza de nutrientes.

Un lago eutrófico típico (Figura 24.6a) tiene una alta proporción superficie/volumen; es decir, el área de la superficie es grande con respecto a la profundidad. A menudo lo rodean los bosques caducifolios ricos en nutrientes y tierras de cultivo. Una abundancia de nutrientes, especialmente de nitrógeno y de fósforo, que fluyen hacia el lago, estimulan un fuerte crecimiento de algas y otras plantas acuáticas. El aumento de la producción fotosintética conduce al aumento del reciclado de nutrientes y compuestos orgánicos, estimulando aún más el crecimiento.

El fitoplancton se concentra en la capa superior cálida del agua, dándole un aspecto verde oscuro. Las algas, los residuos orgánicos y sedimentos que ingresan y lo restos de

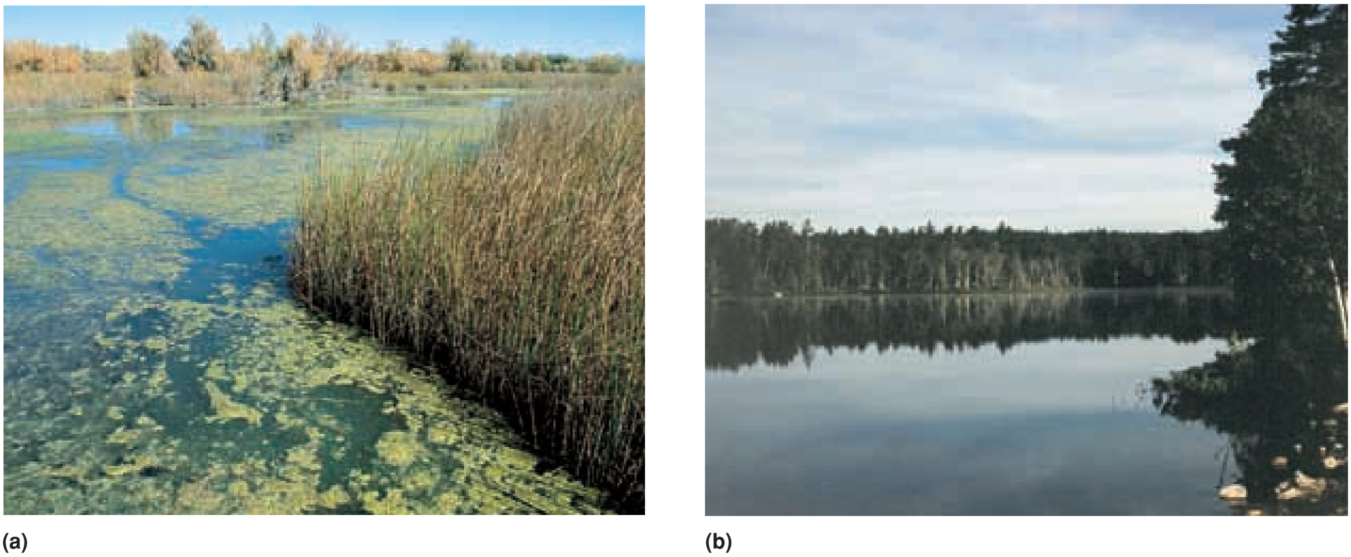


Figura 24.6 | **(a)** Lago eutrófico. Observe las esteras de algas flotantes sobre la superficie el agua. **(b)** Lago oligotrófico en Montana.

plantas enraizadas descienden hasta el fondo, donde las bacterias se alimentan de esta materia orgánica muerta. Sus actividades agotan el suministro de oxígeno de los sedimentos del fondo y del agua profunda hasta el punto en el que esta región del lago no puede albergar vida aerobia. La cantidad de especies del fondo disminuye, aunque la biomasa y la cantidad de organismos permanece elevada.

Como contraste de los lagos y estanques eutróficos están las masas de agua oligotróficas (Figura 24.6b). La **oligotrofia** es la condición de pobreza en nutrientes. Los lagos oligotróficos tienen una baja proporción superficie/volumen. El agua es transparente y se ve azul o azul verdosa a la luz del sol. El contenido de nutrientes del agua es bajo y aunque el nitrógeno puede ser abundante, el fósforo está muy limitado. Una baja incorporación de nutrientes de los ecosistemas terrestres circundantes y otras fuentes externas son los principales responsables de esta condición. La poca disponibilidad de nutrientes causa una baja producción de materia orgánica que deja poco para los descomponedores, de manera que la concentración de oxígeno permanece elevada en el hipolimnion. Los sedimentos del fondo son principalmente inorgánicos. Aunque la cantidad de organismos en los lagos y estanques oligotróficos puede ser baja, la diversidad de las especies a menudo es alta.

Los lagos que reciben grandes cantidades de materia orgánica de las tierras circundantes, particularmente en forma de materiales húmicos que tiñen el agua de marrón, se llaman **distróficos** (de *dystrophos,* «desnutridos»). Estas masas de agua generalmente se encuentran en sustratos turbosos, o en contacto con sustratos turbosos de pantanos o páramos que generalmente son muy ácidos (véase el Apartado 25.6). Los lagos distróficos generalmente tienen zonas litorales altamente productivas. Esta vegetación litoral domina el metabolismo del lago y brinda una fuente de materia orgánica disuelta y en partículas.

24.5 | Los ecosistemas de aguas corrientes varían en su estructura y tipo de hábitats

Incluso los ríos más grandes comienzan en algún lugar del interior como manantiales o surgencias que se transforman en las cabeceras de riachuelos o surgen como desembocaduras de estanques o lagos. Unos pocos emergen completamente formados de los glaciares. Como los cursos de agua drenan lejos de su origen, fluyen en una dirección y de una forma dictada por la configuración del terreno y las formaciones rocosas subyacentes. Se unen al nuevo curso de agua otros pequeños arroyos, manantiales y aguas de superficie.

Justo aguas abajo después de su nacimiento, el curso de agua puede ser pequeño, estrecho y veloz, con cascadas y rápidos. Más lejos corriente abajo, donde la pendiente es menos escarpada, la velocidad disminuye y el curso de agua comienza a serpentear y a depositar su carga de sedimento en forma de limo, arena o lodo. En momentos de avenidas, un curso de agua deja su carga de sedimentos en la tierra llana circundante, sobre la cual las aguas de inundación se diseminan para formar depósitos en las planicies de inundación.

Cuando un arroyo fluye hacia un lago o un río hacia el mar, la velocidad del agua se detiene súbitamente. El río entonces es forzado a depositar su carga de sedimento en un área en forma de abanico cerca de su desembocadura

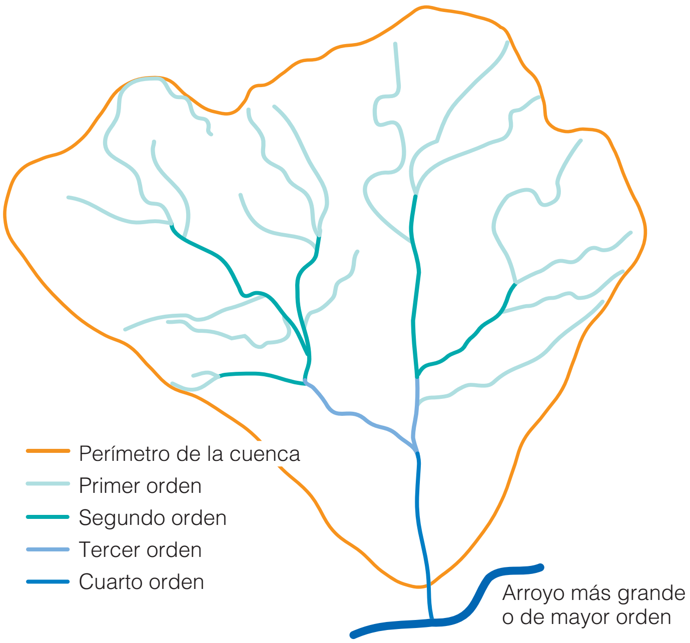


Figura 24.7 | Órdenes de arroyo dentro de una cuenca.

para formar un delta. Aquí, su curso se divide en una gran cantidad de canales, que son bloqueados y abiertos con posteriores depósitos. Como resultado, el delta se transforma en un área de pequeños lagos, pantanos e islas cenagosas. El material que el río no puede depositar en el delta es transportado a aguas abiertas y se deposita en el fondo.

Debido a que los arroyos se vuelven más grandes en su curso hacia los ríos y muchos otros arroyos llegan a él por el camino, podemos clasificarlos de acuerdo a un orden (Figura 24.7). El pequeño riachuelo de manantial sin afluentes es un arroyo de primer orden. Cuando dos arroyos del mismo orden se unen, el arroyo se transforma en uno de mayor orden. El orden de un arroyo puede aumentar solamente cuando un arroyo del mismo orden se une a éste. No puede aumentar con la entrada de un arroyo de menor orden. En general, los riachuelos de manantiales son de órdenes de 1 a 3: arroyos de tamaño medio, 4 a 6 y ríos, mayores de 6.

La velocidad de una corriente moldea el carácter y la estructura de un curso de agua (Cuantificando la ecología 24.1: Flujo de cursos de agua). La forma y la pendiente del canal del curso de agua, su anchura, profundidad y rugosidad del fondo y la intensidad de la caída de lluvias y la rapidez de derretimiento de la nieve afectan a su velocidad. Los cursos de agua rápidos son aquellos cuya velocidad de flujo es de 50 cm/s o más. A esta velocidad, la corriente eliminará todas las partículas de menos de 5 mm de diámetro y dejará detrás un fondo pedregoso. El agua en las zonas altas aumenta la velocidad, mueve las piedras y escombros del fondo, limpia el lecho del arroyo y socava nuevos bancos y canales. Mientras la pendiente disminuye y la anchura, profundidad y volumen del agua aumentan, el limo y la materia orgánica en decadencia se acumulan en el fondo. El carácter del curso de agua cambia de agua rápida a lenta, con un cambio asociado de la composición de las especies.

Los ecosistemas de aguas corrientes a menudo alternan dos hábitats diferentes pero relacionados: el rápido turbulento y la charca quieta. Los procesos que se producen en los rápidos (arriba) influyen en las aguas de la charca y a su vez, las aguas de los rápidos reciben la influencia de los acontecimientos de la charca.

24.6 | La vida está altamente adaptada a las aguas corrientes

Al vivir en aguas en movimiento, los habitantes de los arroyos y ríos tienen un problema importante para permanecer en el lugar y no ser barridos río abajo. Han desarrollado adaptaciones únicas para poder vivir en la corriente (Figura 24.8a). Una forma aerodinámica, que ofrece menos resistencia al agua corriente, es la típica de muchos animales de aguas rápidas.

Las formas larvarias de muchas especies de insectos tienen cuerpos extremadamente aplanados y amplios miembros planos que les permiten adherirse a la superficie intersticial de las piedras donde la corriente es débil. Las larvas de ciertas especies de friganeos (Trichoptera) construyen cubiertas de protección de arena o pequeñas piedras y las cementan al fondo de las piedras. La superficie del fondo pegajosa ayuda a caracoles y planarias a adherirse estrechamente y moverse cerca de piedras y escombros en la corriente.

Entre las plantas, el musgo de agua (*Fontinalis*) y las algas filamentosas con muchas ramas se adhieren a las rocas con fuertes adherencias. Otras algas crecen en colonias con forma de cojines o forman cubiertas tapizantes resbaladizas y gelatinosas y que quedan planas contra las superficies de piedras y rocas.

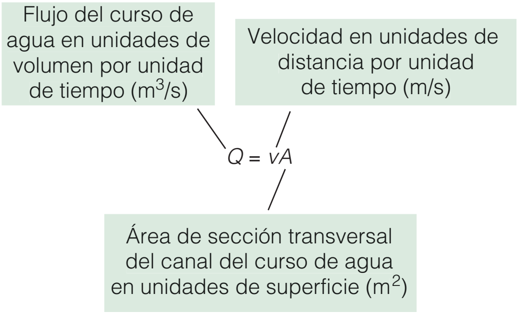
Todos los animales habitantes de arroyos de aguas rápidas necesitan concentraciones elevadas, cercanas a la saturación, de oxígeno y aguas en movimiento para mantener sus superficies absorbentes y respiratorias en contacto continuo con el agua oxigenada. De otro modo, una capa fina de líquido pobre en oxígeno forma un velo alrededor de sus cuerpos.

En arroyos de flujo lento donde la corriente es mínima, las formas aplanadas de los peces dan paso a especies de peces como la lubina de boca pequeña con cuerpos comprimidos que les permiten moverse a través del lecho de vegetación acuática. Los caracoles pulmonados (Lymnaeacea) y las efímeras excavadoras (Ephemeroptera) reemplazan a larvas de insectos moradores de las piedras.

Cuantificando la ecología 24.1 | ***Flujo de cursos de agua***

La ecología del ecosistema fluvial está determinada ampliamente por el flujo del curso de agua (la descarga de agua que ocurre en el lecho fluvial o canal natural). La velocidad a la que el agua fluye por el canal del curso de agua influye en la temperatura del agua, contenido de oxígeno, velocidad de espiralización de nutrientes, estructura física del ambiente bentónica y posteriores tipos de organismos que habitan en el curso de agua. Como tal, el flujo del curso de agua es un parámetro importante utilizado por los ecólogos para caracterizar el ambiente fluvial.

El flujo se define simplemente como el volumen de agua que se mueve a través de un punto dado en el curso de agua por unidad de tiempo. Como tal puede calcularse como la sección transversal del curso de agua por la velocidad de la corriente, tal y como sigue:


Flujo del curso de agua en unidades de volumen por unidad de tiempo (m^3/s)
Velocidad en unidades de distancia por unidad de tiempo (m/s)
$Q = vA$
Área de sección transversal del canal del curso de agua en unidades de superficie (m^2)

El área de la sección transversal (A) puede calcularse midiendo la profundidad (d) y la anchura (w) del arroyo y multiplicando las dos ($A = w \times d$) (Figura 1). El cálculo de la profundidad y la anchura puede hacerse fácilmente para un punto a lo largo del canal del curso de agua mediante una cinta métrica y un palo medidor. La velocidad (v) generalmente puede considerarse como la distancia (z) recorrida en el tiempo (t) (véase la Figura 1). La velocidad puede calcularse con el medidor de «corriente» o «flujo». Un medidor de flujo que suele utilizarse en los arroyos y ríos es un aparato con cazoletas rotatorias (Figura 2a).

El flujo hace que las cazoletas roten (Figura 2b), y la cantidad de rotaciones se controla electrónicamente. La cantidad de rotaciones (distancia recorrida) por unidad de tiempo proporciona una medición de la velocidad.

Por ejemplo, usando la representación simplificada de un canal de un curso de agua en la Figura 1, supongamos que la profundidad del arroyo (d) es de 1,2 m y la anchura del arroyo (w) es 7 m. El área de la sección transversal (A) del arroyo entonces es de 8,4 m^2 (1,2 m × 7 m = 8,4 m^2). Si la velocidad medida (v) es 0,5 m/s, el flujo del arroyo (Q) es de 4,2 m^3/s (8,4 m^2 × 0,5 m/s = 4,2 m^3/s). En realidad, el perfil del canal del curso de agua nunca es tan simple como el perfil rectangular de la Figura 1 y la velocidad del agua varía en función de la profundidad y posición relativa a la orilla del curso de agua. Por esta razón es necesario hacer múltiples mediciones de la profundidad y la velocidad a lo largo del perfil del curso de agua. Por ejemplo, el perfil del curso de agua presentado en la Figura 3 es de 6 m de ancho; sin em-

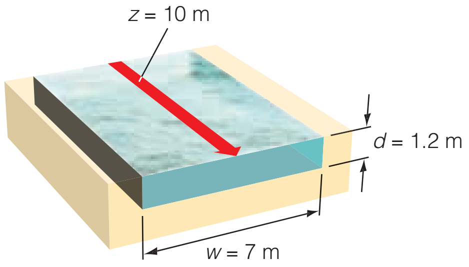


Figura 1 | Representación ideal del canal de un curso de agua (el agua se muestra en azul y la superficie del terreno en amarillo). El área de la sección transversal (A) del curso de agua puede calcularse como la anchura del curso de agua (w) por la profundidad (d). La velocidad del flujo de agua se calcula como la distancia recorrida (z) por unidad de tiempo. Por ejemplo, si desde una posición en la superficie del agua ésta recorre río abajo 10 m en un tiempo (t) de 20 s, la velocidad del agua es z/t o 10 m/20 s = 0,5 m/s.

Los peces como el bagre (Akysidae), se alimentan de la vida del fondo limoso y la notonecta glauca y el zapatero de agua habitan trechos lentos y quietas aguas estancadas (Figura 24.8b).

Los habitantes invertebrados se clasifican en cuatro importantes grupos principales que se basan en sus hábitos alimenticios (Figura 24.9). Los **trituradores**, como los tricópteros (Trichoptera) y plecópteros (Plecoptera) constituyen un gran grupo de larvas de insectos. Se alimentan de materia orgánica particulada gruesa (MOPG), principalmente de las hojas que caen en el arroyo. Los trituradores rompen la MOPG alimentándose de material, no tanto por la energía que contiene, como por las bacterias y los hongos que crecen en él. Los trituradores asimilan aproxima-

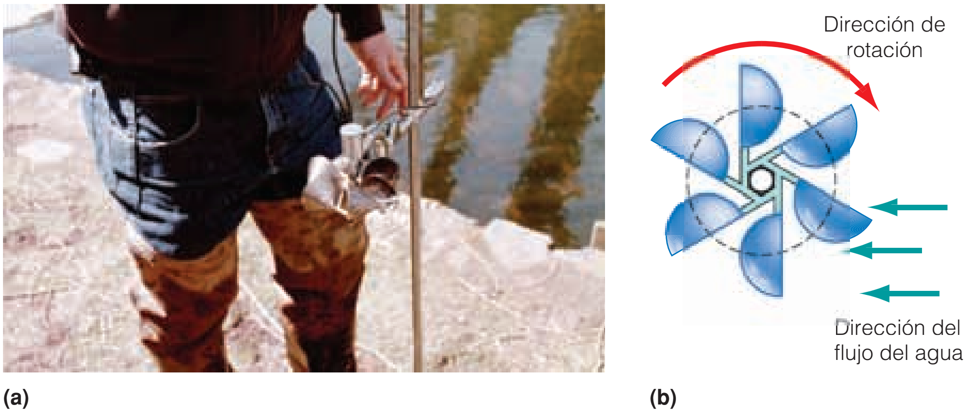


Figura 2 | **(a)** La velocidad del curso de agua puede medirse fácilmente utilizando un medidor de flujo de tipo cazoletas. **(b)** Mientras fluye el agua, las cazoletas rotan alrededor de un punto fijo sobre el instrumental. La cantidad de rotaciones por unidad de tiempo proporciona una estimación de la velocidad del agua.

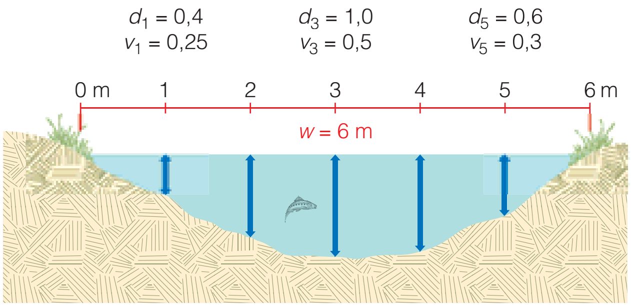


Figura 3 | Vista transversal de un canal de un curso de agua. Para calcular el área de sección transversal (*A*), la medición de la profundidad (*d*) y la velocidad (*v*) se toman en una cantidad de localizaciones a lo largo de la anchura del arroyo. Al calcular la media de estos valores de profundidad y velocidad puede obtenerse un cálculo más preciso del área y de la velocidad calculando el flujo fluvial (*Q*).

bargo, la profundidad varía de acuerdo a la anchura del canal del curso de agua. Un enfoque simple para calcular el flujo para este curso de agua sería tomar medidas de la profundidad del agua y la velocidad en una cantidad de localizaciones a lo largo de la anchura del arroyo, usando los valores promedio de profundidad del agua y la velocidad para calcular el valor del flujo del curso de agua. Sin embargo, en la mayoría de los casos, los ecólogos que estudian los cursos de agua usarán un esquema de muestreo mucho más elaborado, y calcularán la profundidad del agua con intervalos regulares a lo largo del perfil del curso de agua y la velocidad del agua en varias profundidades de cada intervalo.

El área transversal y la velocidad de un curso de agua variarán a través del tiempo en función de la cantidad de agua que se descarga de la cuenca circundante. A su vez, la cantidad de agua descargada reflejará la entrada de agua a la cuenca circundante por precipitaciones. Como resultado, un cuadro preciso de flujo del curso de agua requiere de un muestreo sistemático de la morfología del curso de agua (ancho y profundidad) y velocidad en el tiempo. ●

1. En la Figura 3, la profundidad del agua a 1, 3 y 5 m de la orilla izquierda del curso de agua se presenta como 0,4, 1,0 y 0,6 m, respectivamente. Los cálculos de velocidad para las tres localizaciones son de 0,25, 0,5 y 0,3 m/s, respectivamente. Calcule el flujo del curso de agua representando la profundidad y velocidad como la media simple de las tres muestras.
2. ¿Por qué podría disminuir la velocidad del agua (*v*) desde el centro del canal del curso de agua a las orillas?

damente el 40 por ciento del material que ingieren y eliminan el 60 por ciento en forma de heces.

Las hojas, desmenuzadas por los trituradores y parcialmente descompuestas por los microbios, junto con las heces de los invertebrados, se transforman en parte de la materia orgánica particulada fina (MOPF). La MOPF desciende río abajo y se asienta en el fondo del arroyo, la MOPF sirve de alimento a otros grupos de invertebrados del arroyo, los **colectores filtradores** y los **colectores recolectores**. Los colectores filtradores incluyen, entre otros, las larvas de moscas negras (Simuliidae) que portan abanicos filtradores y los tricópteros de las redes de pesca. Los colectores recolectores, como las larvas y los mosquitos, recogen partículas de los sedimentos del fondo del arroyo. Los colecto-

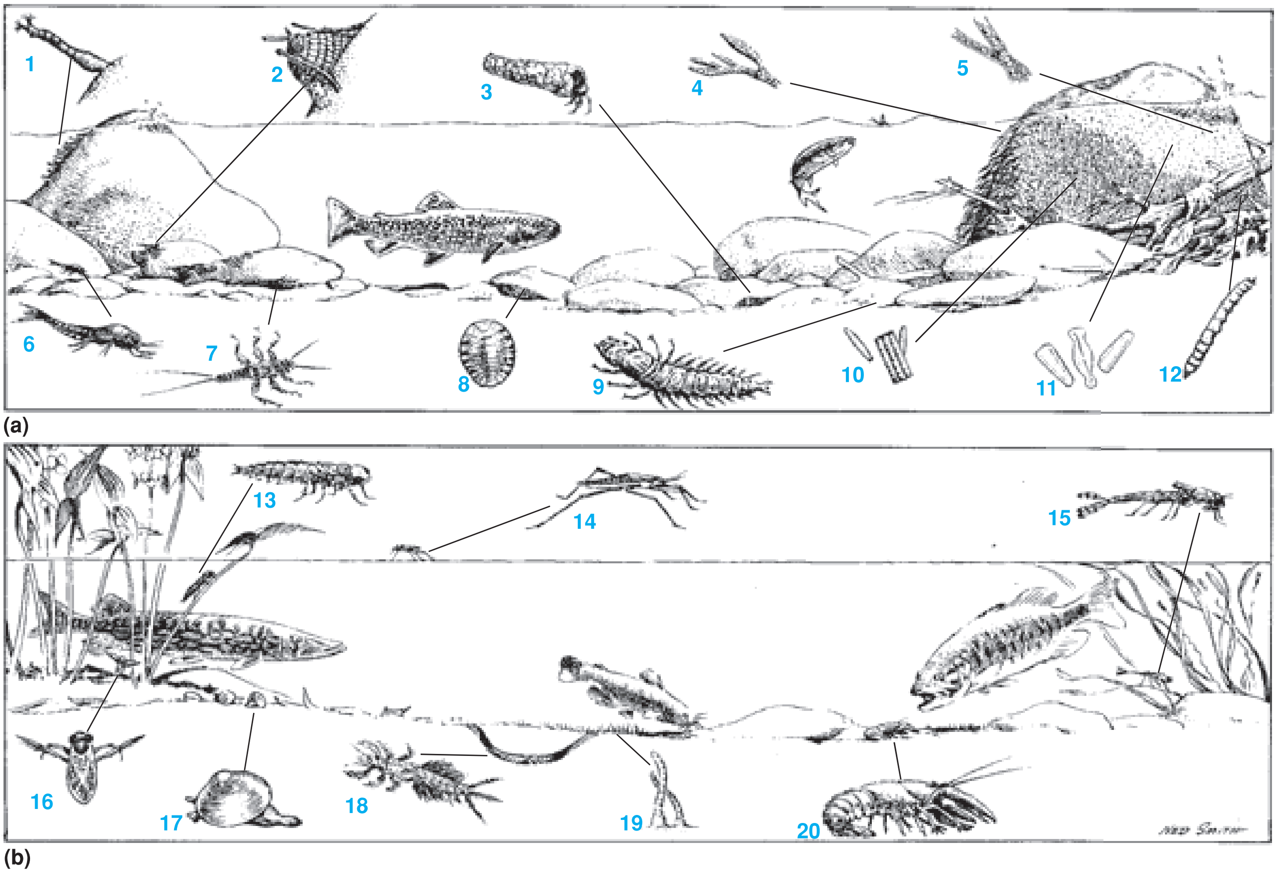


Figura 24.8 | Vida en **(a)** un arroyo rápido y **(b)** un arroyo lento. Arroyo rápido: (1) larva de mosca negra (Simuliidae); (2) frigáneas tejedoras de redes (*Hydropsyche* spp.); (3) cubierta protectora de piedra de frigánea; (4) musgo de agua (*Fontinalis*); (5) alga (*Ulothrix*); (6) ninfa de mosca de mayo (*Perla* spp.); (7) Ninfa de mosca de piedra; (8) penique de agua (*Psephenus*); (9) mosca Corydalidae (larva de dobsonfly, *Corydalis cornuta*); (10) diatomeas (diatoma); (11) diatomeas (Gomphonema); (12) larva de típula (Tipulidae). Arroyo lento: (13) libélula (Odonata, *Anisoptera*); (14) zapatero (*Genis)*; (15) larva de caballito del diablo (Odonata, *Zygoptera*); (16) botero (Corixidae); (17) almeja uña (*Sphaerium*); (18) ninfa de mosca mayo de madriguera (*Hexegenia)*; (19) gusano de sangre (Oligochaeta, *Tubifex* spp.); (20) cangrejo de río (*Cambarus* spp.). El pez del arroyo rápido es la trucha de arroyo (*Salvelinas fontinalis*). Los peces de arroyo lento son, de izquierda a derecha: lucio del norte (*Esox lucius*), bagre (*Amelurus melas*) y lubina de boca pequeña *(Micropterus dolomnieu)*.

res obtienen gran parte de su nutrición de bacterias asociadas con las finas partículas de detritus.

Mientras los trituradores y los colectores se alimentan de material de detritus, otro grupo, los **pastadores**, se alimenta de la cubierta de algas de piedras y rocas. Este grupo incluye a las larvas de escarabajos, al penique de agua (*Psephenus* spp.) y una cantidad de larvas de tricópteros móviles. Gran parte del material que desprenden rascando se va a la deriva como MOPF. Otro grupo asociado con el detritus leñoso, son los **barrenadores**, invertebrados que hacen cuevas en ramas y troncos de árboles caídos hundidos en el agua.

Las larvas de insectos depredadores y peces como el coto espinoso (*Cottus*) y las truchas se alimentan de los que se alimentan de detritus y de los pastadores. Aunque estos depredadores no dependen solamente de los insectos acuáticos ya que se alimentan también mucho de invertebrados terrestres que caen en el arroyo o son llevados por la corriente.

Debido a la corriente, las cantidades de MOPF, MOPG e invertebrados tienden a ir a la deriva arroyo abajo para formar bentos viajeros. Esta deriva es un proceso normal de los arroyos, aún en puntos que no son los tramos altos o que tengan corrientes anormalmente rápidas. La deriva es tan característica de los cursos de agua, que una velocidad de deriva media puede servir como índice de la tasa de producción de un curso de agua.

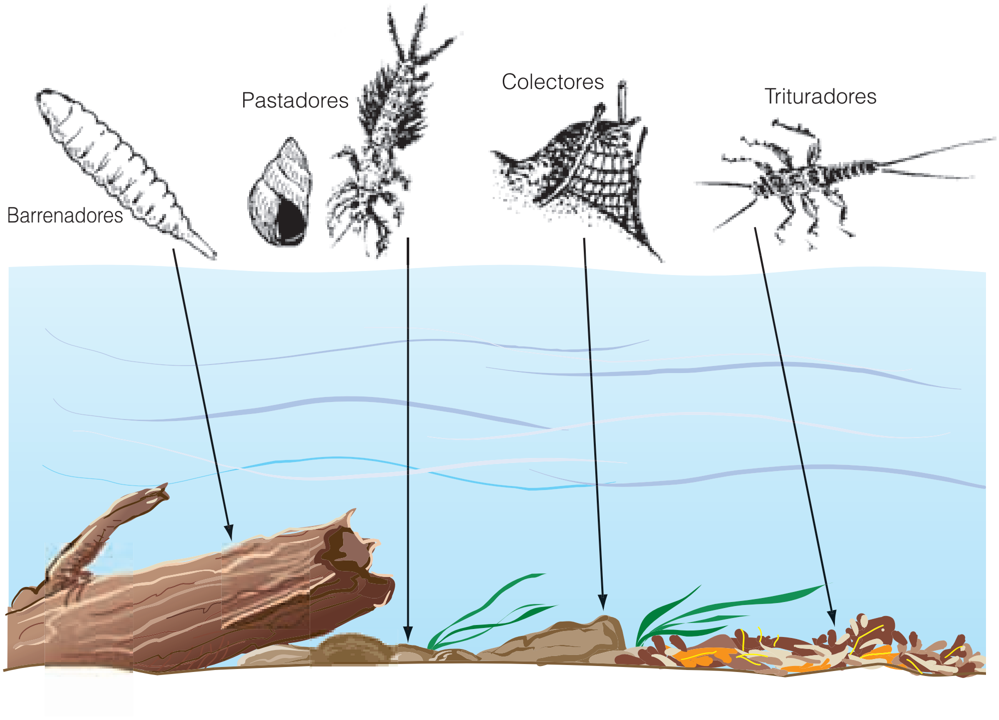


Figura 24.9 | Los cuatro grupos de alimentación más importantes dentro de la comunidad del arroyo: barrenadores, pastadores, colectores (filtradores y recolectores) y trituradores. Las bacterias y hongos procesan las hojas y otras partículas.

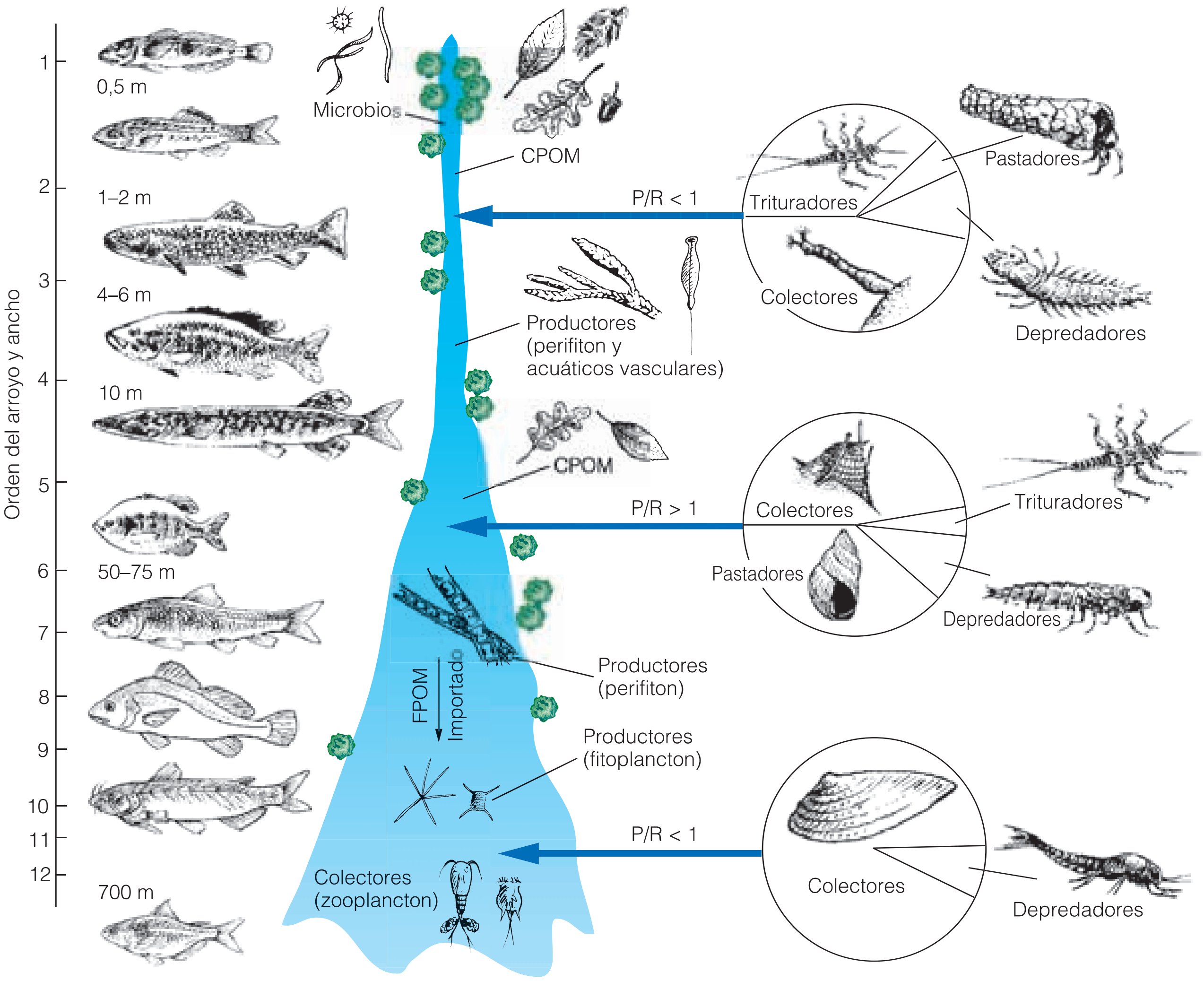
24.7 | El ecosistema de aguas corrientes es un ambiente en continuo cambio

Desde el origen a su desembocadura, el ecosistema de aguas corrientes presenta condiciones ambientales en cambio continuo (Figura 24.10). Los arroyos de los tramos altos (órdenes 1 a 3) generalmente son veloces, fríos y están en zonas forestadas con sombra. La produccion principal generalmente es baja y dependen mucho del ingreso de detritus de la vegetación terrestre de las orillas, que contribuye con más del 90 por ciento de los aportes orgánicos. Aún cuando los arroyos de manantial están expuestos a la luz solar y la producción autótrofa supera los aportes de los ecosistemas terrestres adyacentes, la materia orgánica producida invariablemente entra a la cadena alimenticia detritívora. Los organismos dominantes son los trituradores, que procesan desechos de mayor tamaño y se alimentan de MOPG y los colectores, procesadores de MOPF. Las poblaciones de pastadores son mínimas, lo cual refleja la pequeña cantidad de producción autótrofa y los depredadores son en general peces pequeños (cotos espinosos, pez pequeño americano y truchas). Los arroyos de los tramos altos, por lo tanto, son acumuladores, procesadores y transportadores de partículas orgánicas de origen terrestre. Como resultado, la proporción entre producción macroscópica principal y respiración es menor de 1.

Con el aumento de la anchura de los arroyos, dando lugar a riachuelos y ríos de tamaño medio (órdenes 4 a 6), disminuye la importancia de la vegetación ribereña y su aporte de detritus. Al estar expuesta al sol, la temperatura del agua aumenta y mientras el gradiente de altitud disminuye, la corriente se hace más lenta. Estos cambios hacen que varíe tanto la dependencia del aporte de partículas orgánicas terrestres como la producción primaria de algas y plantas acuáticas enraizadas. La producción primaria macroscópica ahora excede la respiración de la comunidad. Debido a la falta de MOPG, los trituradores desaparecen, los colectores, que se alimentan de MOPF transportada río abajo y los pastadores, que se alimentan de la producción autótrofa, se vuelven los consumidores dominantes. Los depredadores muestran poco aumento de la biomasa pero cambian de especies de agua fría a especies de agua cálida, incluyendo peces que se alimentan del fondo como las ventosas (Catostomidae) y bagres.

Mientras aumenta el orden del arroyo de 6 a 10 y más, se desarrollan otras condiciones ribereñas. El canal es más ancho y más profundo. El volumen del flujo aumenta y la corriente se vuelve más lenta. Los sedimentos se acumulan en el fondo. Las producciones riparias y autótrofas disminuyen. Una fuente básica de energía es la MOPF, usada por los colectores que habitan en el fondo, ahora los consumidores dominantes. Sin embargo, las aguas lentas, profundas y la MOD (materia orgánica disuelta) mantienen a un fitoplancton mínimo y una población de zooplancton asociada.

A través del continuo río abajo, la comunidad se aprovecha de la ineficiencia de la alimentación corriente arriba. Los ajustes corriente abajo en la producción y el ambiente físico se reflejan en los cambios en los grupos de consumidores.



Orden del arroyo y ancho
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
0,5 m
1–2 m
4–6 m
10 m
50–75 m
700 m
Microbios
CPOM
P/R < 1
Trituradores
Pastadores
Colectores
Depredadores
Productores
(perifiton y
acuáticos vasculares)
CPOM
P/R > 1
Colectores
Trituradores
Pastadores
Depredadores
Productores
(perifiton)
FPOM
Importado
Productores
(fitoplancton)
P/R < 1
Colectores
Depredadores
Colectores
(zooplancton)

Figura 24.10 | Cambios en los grupos de consumidores a lo largo del continuo fluvial. Se muestra el orden del arroyo y la anchura (m) en el eje de la izquierda de la figura. El arroyo cabecera es fuertemente heterótrofo, depende de la entrada terrestre de detritus. Los consumidores dominantes son trituradores y colectores. Mientras aumenta el tamaño del arroyo, la entrada de materia orgánica cambia a la producción primaria por parte de algas y plantas vasculares enraizadas. Los principales consumidores ahora son los colectores y pastadores. Mientras el arroyo crece a río, el sistema lótico cambia nuevamente a hetrotrofia. Puede desarrollarse una población de fitoplancton. Los consumidores en su mayoría son colectores que habitan en el fondo. La comunidad de peces cambia mientras uno se traslada río abajo (desde arriba hacia abajo se muestra) esculpina, pez con dardos, trucha de arroyo, lubina, lucio pequeño, pez sol, ventosa, bagre de agua dulce y sábalo).

24.8 | Los ríos fluyen hacia el mar, formando estuarios

Las aguas de la mayoría de los arroyos y ríos finalmente drenan en el mar. El lugar donde el agua dulce se une con el agua salada se llama estuario. Los estuarios son partes semiencajadas del océano costero donde el agua de mar se diluye y se mezcla parcialmente con el agua dulce que procede de la tierra (Figura 24.11). Aquí, el flujo de los arroyos y ríos de agua dulce que fluyen en un sentido se encuentra con las mareas de agua salada que entran y salen. Esta unión establece un complejo de corrientes que varía en función de la estructura del estuario (tamaño, forma y volumen), estación, oscilaciones de las mareas y vientos.

La mezcla de aguas de diferente salinidad y temperaturas crea un contraflujo que trabaja como una trampa de nutrientes (véase la Figura 21.21). Las aguas entrantes del río con frecuencia empobrecen en lugar de fertilizar el es-

Figura 24.11 | Estuario de la costa este de Australia.

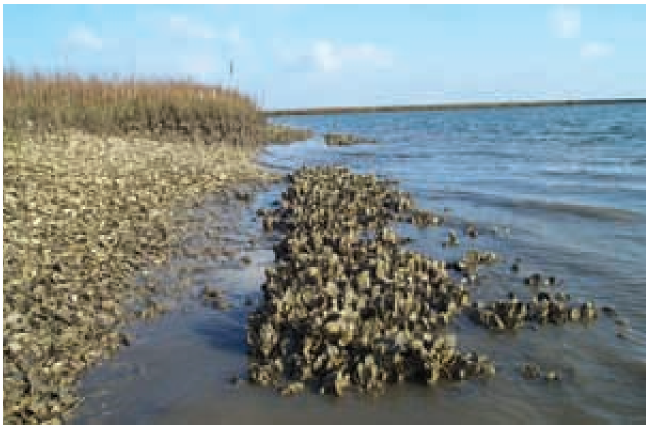


Figura 24.12 | Arrecife de ostras en el ambiente del estuario.

tuario con la posible excepción del fósforo. En cambio, los nutrientes y el oxígeno son llevados al estuario por las mareas. Si se producen mezclas verticales, estos nutrientes no son barridos hacia el mar sino que circulan arriba y abajo entre los organismos, el agua y los sedimentos del fondo (véase la Figura 21.21).

Los organismos que habitan el estuario se enfrentan a dos problemas: el mantenimiento de la posición y la adaptación a la salinidad cambiante. La mayoría de los organismos del estuario son bentónicos. Se pegan al fondo, se hunden en el lodo u ocupan grietas y hendiduras. Los habitantes móviles en su mayoría son crustáceos y peces, especialmente juveniles de las especies que desovan en la costa en aguas de alta salinidad. Los organismos planctónicos están totalmente a merced de las corrientes. Los movimientos hacia el mar del flujo del arroyo y la marea menguante transportan el plancton hacia el mar y la velocidad del movimiento del agua determina el tamaño de la población de fitoplancton.

La salinidad dicta la distribución de la vida en el estuario. La gran mayoría de los organismos que habitan en el estuario son marinos, pueden soportar el agua totalmente marina. Algunos habitantes del estuario no pueden soportar una menor salinidad y esas especies van disminuyendo su presencia a lo largo del gradiente de salinidad desde el océano a la desembocadura del río. Los organismos sésiles y ligeramente movibles tienen un óptimo rango de salinidad dentro del cual crecen mejor. Cuando la salinidad varía en cualquiera de los lados de este rango, las poblaciones disminuyen.

Los peces anádromos son aquellos que viven la mayor parte de sus vidas en aguas saladas y vuelven al agua dulce para desovar. Estos peces están altamente especializados para resistir los cambios de salinidad. Algunas especies de peces, como la lubina rayada (*Morone saxatilis*), desovan cerca de la interfaz entre agua dulce y agua poco salada. Las larvas y peces jóvenes se mueven río abajo hacia aguas más salinas mientras maduran. Así, para la lubina rayada, un estuario sirve como un criadero y como lugar de alimentación para los juveniles. Las especies de anádromo como el sábalo (*Alosa*) desovan en agua dulce, pero los peces jóvenes pasan su primer verano en un estuario, luego se trasladan a mar abierto. Las especies como el roncador (Sciaenidae) desovan en la desembocadura del estuario, pero las larvas se trasladan río arriba para alimentarse en aguas de poca salinidad y ricas en plancton.

El lecho de ostras y los arrecifes de ostras son las comunidades destacadas del estuario (Figura 24.12). La ostra es el organismo dominante alrededor del cual gira la vida. Las ostras pueden adherirse a cada objeto rígido de la zona intermareal o pueden formar arrecifes, áreas donde las agrupaciones de organismos vivos crecen pegados a las conchas casi enterradas de las generaciones anteriores. Los arrecifes de ostras generalmente se sitúan en perpendicular a las corrientes mareales, que llevan el alimento planctónico, arrastran residuos y limpian a las ostras de sedimentos y residuos. Estrechamente relacionados con las ostras están los organismos que se incrustan como las esponjas, percebes y briozoos, que se unen a las conchas de las ostras y dependen de ellas o de las algas para obtener el alimento.

En las aguas poco profundas de los estuarios, las plantas acuáticas enraizadas como la ruppia marítima de las praderas marinas y la gran zostera (*Zostera marina*) tienen una gran importancia. Estas plantas acuáticas son sistemas complejos que sustentan una gran cantidad de organismos epífitos. Estas comunidades son importantes para ciertos pastadores vertebrados, como los gansos, los cisnes y las tortugas marinas y proporcionan un terreno cría para camarones y vieiras de la bahía.

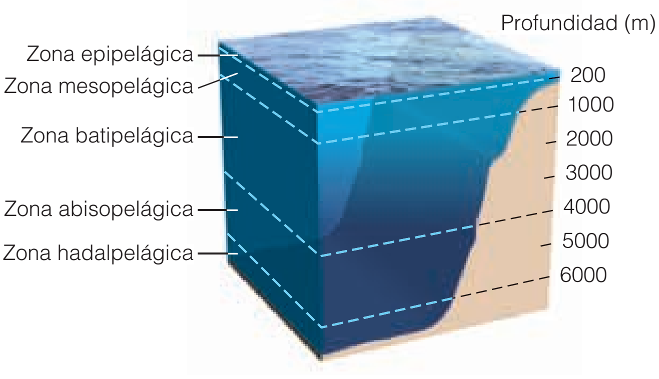


Figura 24.13 | Principales regiones del océano.

24.9 | El océano presenta zonación y estratificación

El ambiente marino es bastante diferente del mundo de agua dulce. Es grande, ocupa el 70 por ciento de la superficie de la Tierra y es profundo, en algunos lugares llega a unos 10 km aproximadamente. El área de la superficie iluminada por el Sol es pequeña en comparación con el volumen total de agua. Este pequeño volumen de luz solar y la solución de nutrientes muy diluida limita la producción primaria. Todos los mares están interconectados por las corrientes, reciben la influencia de las acciones de las olas y las mareas y se caracterizan por la salinidad (véase el Capitulo 4).

Así como los lagos muestran estratificación y zonación, también lo hacen los mares. El mismo océano tiene dos divisiones principales: la **zona pelágica**, o masa total de agua y la **zona bentónica**, o zona del fondo. La zona pelágica está subdividida en dos áreas: la **nerítica**, agua que yace sobre la plataforma continental y la **oceánica**. Debido a que las condiciones cambian con la profundidad, la zona pelágica se divide en una cantidad de capas o zonas verticales diferentes (Figura 24.13). Desde la superficie hasta aproximadamente 200 m está la **zona epipelagica** o **fótica**, en la cual hay bruscos gradientes de iluminación, temperatura y salinidad (véase el Capitulo 4). Desde 200 a 1000 m está la **zona mesopelágica**, donde penetra poca luz y el gradiente de temperatura es más uniforme y gradual, sin mucha variación estacional. Contiene una capa mínima de oxígeno y a menudo la máxima concentración de nutrientes (nitrato y fosfato). Debajo de la zona mesopelágica está la **zona batipelágica**, donde la oscuridad prácticamente es completa, excepto por los organismos bioluminiscentes: la temperatura es baja y la presión es elevada. La **zona abisopelágica** (en griego significa «sin fondo») se extiende desde los 4000 m aproximadamente hasta el suelo del mar. La única zona más profunda que ésta es la **zona hadalpelágica**, que incluye áreas encontradas en los fosos y cañones de las profundidades del mar.

24.10 | Las comunidades pelágicas varían entre las zonas verticales

Visto desde la cubierta de un barco o desde un avión, el mar abierto parece monótonamente igual. En ningún lugar se puede detectar un patrón fuerte de vida o comunidades bien definidas, como ocurre en la Tierra. La razón es que los ecosistemas pelágicos carecen de estructuras de apoyo y de un marco de vida vegetal ampliamente dominante. Los autótrofos dominantes son el fitoplancton y sus principales herbívoros son los diminutos individuos del zooplancton.

Existe una razón para el pequeño tamaño del fitoplancton. Rodeado de un medio químico que contiene los nutrientes necesarios para la vida en variadas cantidades, absorben los nutrientes directamente del agua. Cuanto más pequeño el organismo, mayor es la proporción entre su superficie y su volumen (véase el Apartado 7.10). Más área de superficie está expuesta para la absorción de nutrientes y de energía solar. El agua marina es tan densa que hay poca necesidad para estructuras de apoyo (véase el Apartado 4.2).

Los autótrofos, que necesitan luz, están restringidos a las aguas de la superficie superior donde la penetración de la luz varía de decenas a centenas de metros. En aguas costeras de poca profundidad, los autótrofos marinos dominantes son algas enraizadas, restringidas por las necesidades de luz a una profundidad máxima de aproximadamente 120 m. Las algas marrones (Phacophyceae) son las más abundantes, asociadas con la línea costera rocosa. Se incluyen en este grupo los grandes sargazos, como los *Macrocystis*, que crecen hasta alcanzar una longitud de 50 m y forman densos bosques submareales en las regiones tropicales y subtropicales (véase la Figura 4.1). Las algas rojas (Rhodophyceae) son las más extensamente distribuidas de las plantas marinas más grandes. Se presentan con mayor abundancia en los océanos tropicales donde algunas especies crecen a 120 m de profundidad.

Los autótrofos dominantes de aguas abiertas son la especie del fitoplancton (véase la Figura 24.5a). Cada océano o región dentro de un océano parece tener sus propias formas dominantes. Las aguas litorales y neríticas, así como las regiones de afloramientos son más ricas en plancton que las de mitad del océano. En regiones de subsistencia, los dinoflagelados, un grupo grande, diverso, caracterizado por dos flagelos con forma de látigo, se concentran cerca de la superficie en áreas de poca turbulencia. Logran su mayor abundancia en aguas más cálidas. En verano pueden concentrarse en las aguas superficiales en tales cantidades que le dan al agua un color rojizo o marrón. Estas concentraciones de dinoflagelados, a menudo tóxicas para los vertebrados, son responsables de las «mareas rojas». En regiones de afloramientos, las formas dominantes de fitoplancton son diatomeas. Encerrados en su estructura de sílice, las diatomeas son particularmente abundantes en las aguas del Ártico.

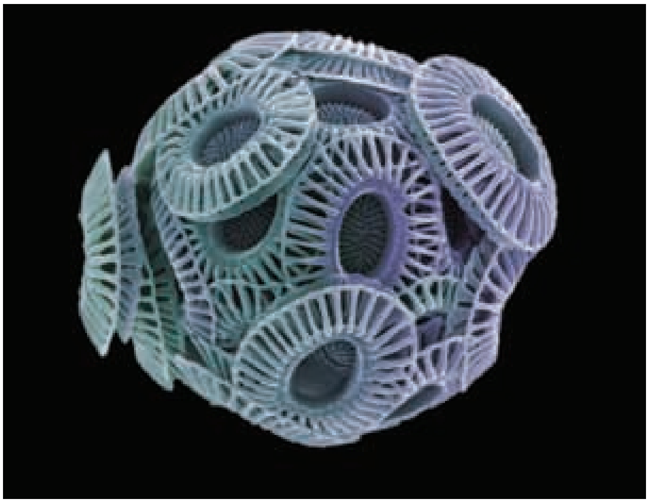


Figura 24.14 | Los cocolitóforos tienen un aspecto de armadura debido a que poseen placas de carbonato cálcico llamadas cocolitos usadas para cubrir el exterior de la célula.

Figura 24.15 | Pequeños camarones eufáusidos llamados krill alimentan a las ballenas barbadas y son esenciales en la cadena trófica marina.

El **nanoplancton**, más pequeño que las diatomeas, constituye la biomasa más grande en las aguas templadas y tropicales. Las más abundantes son las cianobacterias minúsculas. Los haptofitos, un grupo de algas principalmente unicelulares, fotosintéticas que incluyen a más de 500 especies, están distribuidos en todas las aguas excepto en los mares polares. Los miembros más importantes de este grupo, los cocolitóforos, son una fuente importante de producción primaria de los océanos. Los cocolitóforos tienen una apariencia de armadura debido a que poseen placas de carbonato cálcico llamadas cocolitos que se usan para cubrir la parte exterior de la célula (Figura 24.14).

La conversión de producción primaria a tejido animal es la tarea del zooplancton herbívoro, el grupo más importante del cual son los copépodos. Para alimentarse del diminuto fitoplancton, la mayoría de los herbívoros pastadores también deben ser pequeños, entre 0,5 y 5 mm. La mayoría de los herbívoros pastadores del océano son copépodos, que son probablemente los animales más abundantes del mundo. En la Antártida, los eufáusidos de tipo camarón o krill (Figura 24.15), alimento de las ballenas y pingüinos, son los herbívoros dominantes. El zooplancton carnívoro, que se alimenta del zooplancton herbívoro, que incluye organismos tales como las formas larvarias de grosellas marinas (Ctenophora) y gusano quetognato (Chaetognatha).

Sin embargo, parte de la cadena alimenticia no comienza con el fitoplancton, sino con organismos aún más pequeños. Las bacterias y los protistas, tanto heterótrofos como fotosintéticos, constituyen la mitad de la biomasa del mar y son responsables de la mayor parte del flujo energético de los sistemas pelágicos. Los nanoflagelados fotosintéticos (2-20 μm) y las cianobacterias (1-2 μm), responsables de gran parte de la fotosíntesis en el mar, excretan una fracción sustancial de su fotosíntesis en forma de materia orgánica disuelta que usan las bacterias heterótrofas. A su vez, los nanoflagelados heterótrofos consumen bacterias heterótrofas. Esta interacción introduce un bucle de alimentación, el **bucle microbiano** (Figura 24.16) y agrega varios niveles tróficos a la cadena trófica del plancton.

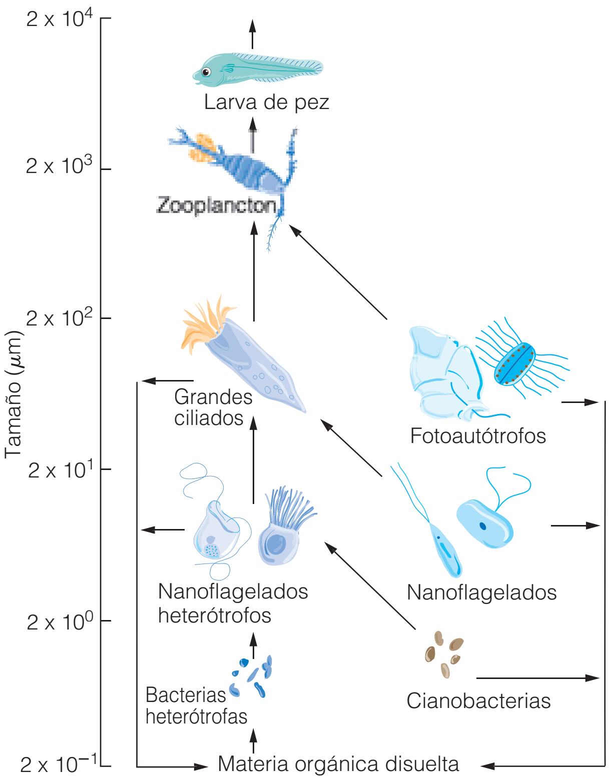


Figura 24.16 | Representación en diagrama del *bucle microbiano* y su relación con la red de alimentación de plancton. Los autótrofos están a la derecha del diagrama y los heterótrofos a la izquierda.

Como el fitoplancton, el zooplancton vive principalmente a merced de las corrientes: pero posee suficiente potencia para nadar, muchas formas de zooplancton ejercen cierto control. Algunas especies migran verticalmente cada día para llegar al nivel preferido de intensidad de luz. Cuando cae la oscuridad, el zooplancton sube rápidamente a la superficie para alimentarse del fitoplancton. Al amanecer, se traslada de nuevo abajo, a las profundidades preferidas por él.

Alimentándose del zooplancton y transportando la energía a los niveles tróficos superiores está el necton, organismos nadadores que pueden moverse por propia voluntad en la columna de agua. Tienen tamaños que oscilan entre pequeños peces y grandes tiburones depredadores y ballenas, focas y aves marinas como los pingüinos. Algunos peces depredadores, como el atún, están más o menos restringidos a la zona fótica. Otros se encuentran en zonas mesopelágicas y batipelágicas más profundas o se mueven entre ellas como lo hace el cachalote. Aunque la proporción entre el tamaño del depredador y la presa entra dentro de los límites, algunos de los organismos del necton más grandes del mar, las ballenas barbadas, se alimentan de presas desproporcionadamente pequeñas, los eufáusidos, o krill (véase la Figura 24.15). Por el contrario, el cachalote ataca presas muy grandes, los calamares gigantes.

Los residentes de la profundidad tiene una adaptación especial para asegurarse el alimento. Con una pigmentación oscura y cuerpos débiles, muchos peces de la profundidad del mar dependen de señuelos luminosos, mimetismo de presas, fauces extensibles y abdómenes expandibles (que les permiten ingerir grandes piezas de comida). En la región mesopelágica, la bioluminiscencia alcanza su mayor desarrollo (dos tercios de las especies producen luz). Los peces tienen hileras de órganos luminosos entre sus costados y señuelos iluminados que les permiten atraer a las presas y reconocer a otros individuos de la misma especie. La bioluminiscencia no se limita a los peces. Los calamares y camarones eufáusidos poseen estructuras oculares de tipo reflector completas con cristalino e iris, y algunos descargan nubes luminosas para escapar de los depredadores.

24.11 | El bentos constituye un mundo propio

El término *bentónico* se refiere al fondo del mar y **bentos** se refiere a vegetales y animales que viven allí. En un mundo oscuro, no se produce fotosíntesis, de manera que la comunidad del fondo es estrictamente heterótrofa (excepto en áreas de chimeneas), dependiendo totalmente de la materia orgánica que desciende hacia el fondo. Fitoplancton muerto, los cuerpos de ballenas, focas, peces, aves e invertebrados muertos, proporcionan una diversidad de alimentos para alimentar a diferentes grupos y especies. A pesar de la oscuridad y la profundidad, las comunidades bentónicas albergan una alta diversidad de especies. En regiones bentónicas poco profundas, la cantidad de gusanos poliquetos puede superar las 250 especies y la de crustáceos pericáridos puede sobrepasar los 100. Pero el bentos de la profundidad del mar alberga a una diversidad sorprendentemente más elevada. La cantidad de especies recogidas en más de 500 muestras de las cuales el área de superficie total es solamente de 50 m^2, fue de 707 especies de poliquetos y 426 especies de crustáceos pericáridos.

En la cadena alimenticia bentónica son importantes las bacterias de los sedimentos. Suelen encontrarse donde hay grandes cantidades de materia orgánica. El conjunto de todas las bacterias en un metro cuadrado en la capa superior del limo puede llegar a pesar varias décimas de gramo. Las bacterias sintetizan proteínas de los nutrientes disueltos y, a su vez, se transforman en fuente de proteínas, grasas y aceites para otros organismos.

En 1977, los oceanógrafos descubrieron por primera vez las chimeneas hidrotermales de altas temperaturas situadas en aguas profundas a lo largo de las crestas volcánicas del suelo del océano del Pacifico cerca de las islas Galápagos. Estas chimeneas arrojan chorros de líquidos supercalientes que calientan el agua circundante entre 8°C y 16°C, considerablemente superior a los 2°C de temperatura ambiente. Desde entonces, los oceanógrafos han descubierto chimeneas similares en otras colinas volcánicas a lo largo de centros de rápida expansión del suelo oceánico, particularmente en el Atlántico medio y en el Pacifico oriental.

Las chimeneas se forman cuando el agua marina fría fluye hacia abajo a través de fisuras y hendiduras del suelo de lava basáltica en la profundidad de la corteza subyacente. Las aguas reaccionan químicamente con el basalto caliente, entregando algunos minerales pero enriqueciéndose con otros como el cobre, hierro, azufre y zinc. El agua, calentada a alta temperatura, vuelve a surgir a través de chimeneas mineralizadas elevándose a 13 m por encima del suelo marino. Entre las chimeneas hay fumarolas blancas y negras (Figura 24.17). Las fumarolas blancas ricas en sulfuros de zinc emiten un fluido lechoso a 300°C. Las fumarolas negras, chimeneas más angostas ricas en sulfatos de cobre, emiten chorros de aguas claras a 300 °C o más de 450 °C que rápidamente se vuelven negras por precipitación de partículas de minerales de azufre de grano fino.

Asociada con estas chimeneas hay una rica diversidad de vida única en las profundidades del mar limitada a unos pocos metros del sistema de chimeneas. Los principales productores son bacterias quimiosintéticas que oxidan los compuestos de azufre reducidos como H_2S para liberar la energía usada y formar materia orgánica a partir del dióxido de carbono. Los consumidores primarios incluyen a las almejas gigantes, los mejillones y los gusanos poliquetos que filtran bacterias del agua y se alimentan de las películas bacterianas de las rocas (Figura 24.18).

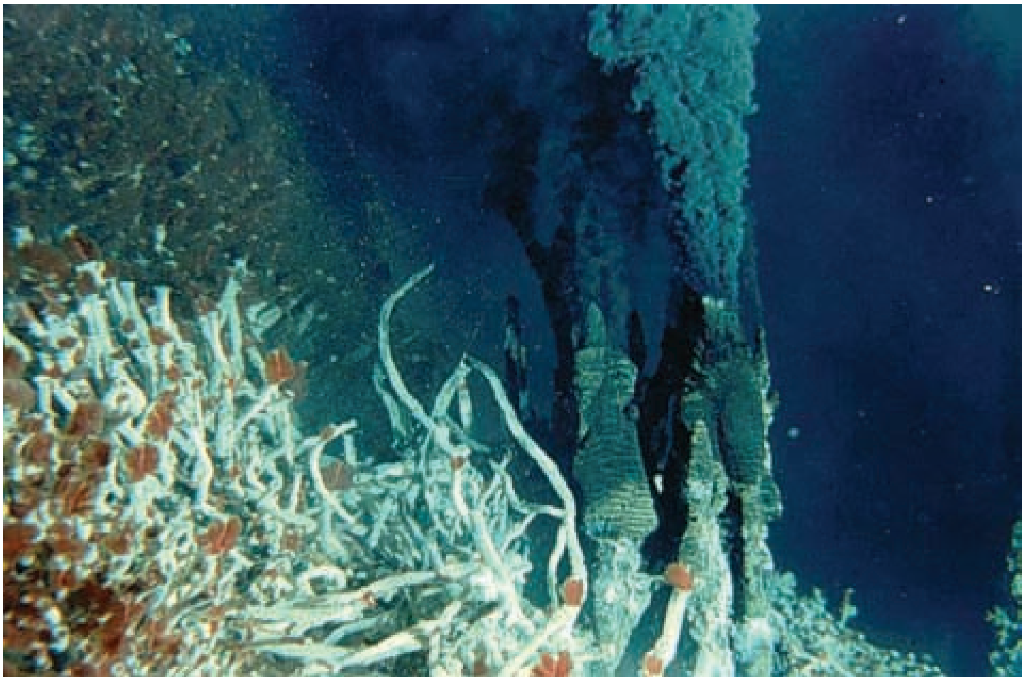
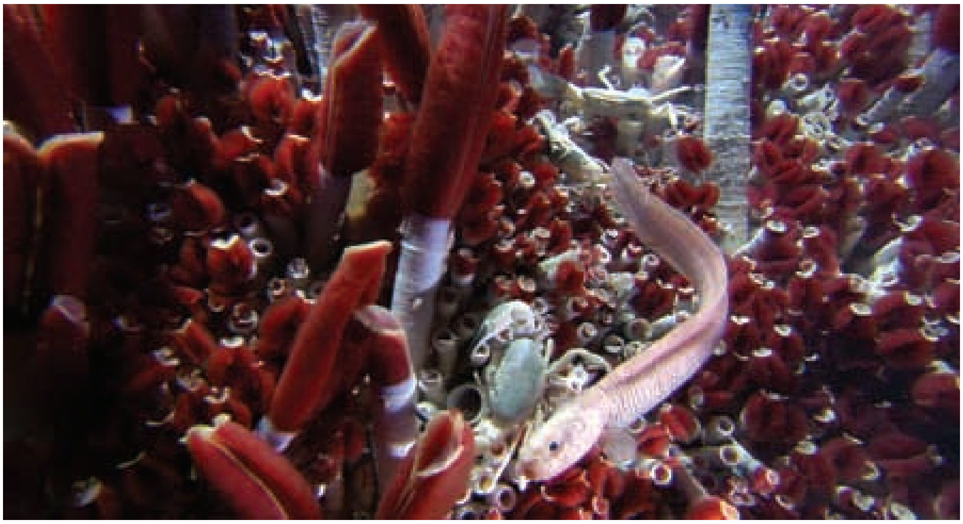


Figura 24.17 | Fumarolas submarinas. En la profundidad de los océanos, cerca de las chimeneas hidrotermales que emergen desde las rocas volcánicas agrietadas (fumarolas), viven algunos de los animales más extraños jamás vistos. La fotografía muestra una fumarola que fluye, a unos 2250 m de profundidad en el suelo del océano al Oeste de la isla de Vancouver, en la cresta Juan de Fuca. La temperatura del agua en las chimeneas supera los 400 °C. Los gusanos tubícolas rodean las chimeneas, un grupo de animales extraños encontrados solamente en condiciones donde los altos niveles de sulfuro de hidrógeno pueden alimentar sus simbiontes internos (bacterias que fabrican alimento para ellos). La distribución de esta fauna esta relacionada con la historia del desarrollo tectónico de las crestas, une así la geología y la biología de este ecosistema peculiar.

Figura 24.18 | La imagen es una colonia gigante de gusanos tubícolas con peces de chimenea y cangrejos, todos muy especializados y se encuentran solamente en los ambientes extremos de los ecosistemas de chimeneas hidrotermales. (Cortesía de Richard Lutz, Rutgers University Stephen Low Productions y Woods Hole, Oceanographic Institution.)



24.12 | Los arrecifes de coral son ecosistemas complejos construidos por colonias de corales

Los arrecifes de coral yacen en las cálidas aguas poco profundas cercanas a las islas tropicales y a las tierras continentales. Son oasis ricos y coloridos, dentro de los mares con pocos nutrientes. Constituyen una acumulación única de material esquelético muerto construido por organismos que segregan carbonato, en su mayoría corales vivos (Cnidaria, Anthozoa) pero también algas rojas coralinas (Rhodophyta, Corallinaceae), algas calcáreas verdes (*Halimeda*), foraminíferos y moluscos. Aunque se pueden encontrar varios tipos de corales entre la superficie del agua y en profundidades de hasta 6.000 m, los corales que construyen arrecifes generalmente se encuentran a profundidades de menos de 45 m. Debido a que los corales que construyen arrecifes tienen una relación simbiótica con células de las algas (zooxanthellae, véase el Apartado 15.9), su distribución está limitada a las profundidades donde está disponible suficiente radiación solar (radiación fotosintéticamente activa) para realizar la fotosíntesis. La precipitación del calcio del agua es necesaria para formar el esqueleto de coral. Esta precipitación ocurre cuando la temperatura del agua y la salinidad son elevadas, mientras que las concentraciones de dióxido de carbono son bajas. Estos requerimientos limitan la distribución de los corales formadores de arrecifes a las aguas tropicales poco profundas y cálidas (20 °C a 28 °C).

Los arrecifes de coral son de tres tipos básicos: (1) Los *arrecifes del borde* crecen hacia el mar desde las costas rocosas de islas y continentes. (2) Los *arrecifes barrera* paralelos a la línea de la costa de continentes e islas y están separados de la tierra por lagunas someras. (3) los *atolones* son anillos de arrecifes de coral e islas que rodean una laguna, formada cuando una montaña volcánica se hunde bajo la superficie del agua. Estas lagunas tienen aproximadamente 40 m de profundidad, generalmente se conectan con el mar abierto por medio de aberturas en el arrecife y pueden tener pequeñas islas con restos de arrecife. Los arrecifes se forman a nivel del mar.

Los arrecifes de coral son ecosistemas complejos que comienzan con la complejidad de los mismos corales. Los corales son animales modulares, pólipos cilíndricos de tipo anémonas, con tentáculos para capturar presas que rodean la boca. La mayoría de los corales forman colonias sésiles sustentadas en la parte superior por ancestros muertos y cesan de crecen cuando alcanzan la superficie del agua. En los tejidos de la capa gastrodérmica viven zooxantelas: algas dinoflageladas simbióticas, fotosintéticamente activas, endozoicas de las cuales depende el coral para tener un crecimiento más eficiente (véase el Capítulo 15). En los esqueletos calcáreos viven otros tipos de algas, las especies coralinas verdes y rojas que se incrustan, y las especies filamentosas, que incluyen algas de turba y grandes poblaciones bacterianas. También relacionadas con el crecimiento de los corales están los moluscos, como las almejas gigantes (*Tridacna, Hippopus*), los equinodermos, los crustáceos, los gusanos poliquetos, las esponjas y una gran diversidad de peces, tanto herbívoros como depredadores.

Debido a que la comunidad coralina actúa como trampa nutritiva (véase el Apartado 21.10), el lado exterior de los arrecifes de coral son oasis de producción (1.500 a 5.000 g C/m^2/año), en contraste con la relativa pobreza en nutrientes y más baja productividad del mar (15 a 50 g C/m^2/año). Esta producción y los variados hábitats dentro del arrecife albergan a una alta diversidad de especies (miles de especies de invertebrados, como erizos de mar, que se alimentan de corales y algas). Muchos tipos de peces herbívoros pastan sobre las algas, incluyendo las zooxantelas incluidas dentro de los tejidos de los corales, y cientos de especies depredadoras se alimentan de presas invertebradas y vertebradas. Algunos de estos depredadores, como el pez globo (Tetraodontidae) y pez espada (Monacanthinae) son coralívoros, se alimentan de pólipos de coral. Otros acechan a sus presas en las cavernas coralíferas. Además, existe una amplia variedad de simbiontes, como los peces limpiadores y crustáceos que comen los parásitos y el detritus de peces mayores e invertebrados.

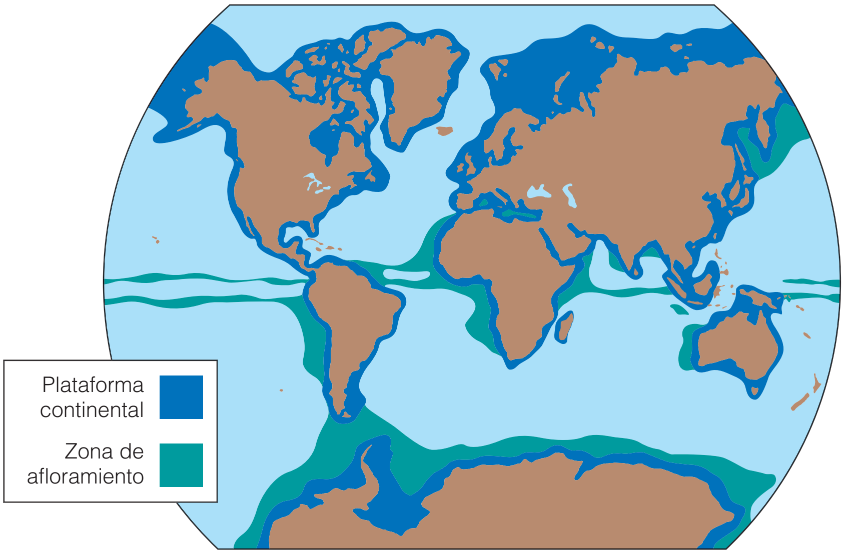


Figura 24.19 | Mapa de la plataforma continental y afloramientos. (Adaptado de Archibold 1995.)

24.13 | La productividad de los océanos está condicionada por la luz y los nutrientes

Como hemos explicado en los Capítulos 19 y 20, la productividad primaria en ambientes marinos se limita a regiones en las cuales gracias a la disponibilidad de luz y de nutrientes puede llevarse a cabo la fotosíntesis y el crecimiento vegetal. La atenuación vertical de la luz en el agua limita la producción a las aguas poco profundas de la zona fótica. Sin embargo, la presencia de termoclinas (véase el Apartado 21.8), limita el movimiento de los nutrientes desde las aguas más profundas a la superficie donde la luz es adecuada para llevarse a cabo la fotosíntesis, especialmente en los trópicos donde la termoclina es permanente. La velocidad a la cual los nutrientes vuelven a la superficie y por lo tanto a la productividad, es controlada por dos procesos; (1) la ruptura estacional de la termoclina y posterior renovación (véase el Apartado 21.8) y (2) afloramientos de aguas más profundas ricas en nutrientes hacia la superficie (véase el Apartado 21.11). Como resultado de esto, la mayor productividad primaria se encuentra en las regiones costeras (véase la Figura 20.9), donde las aguas menos profundas de la plataforma continental permiten la turbulencia y la renovación estacional (donde esto ocurre) para aumentar la mezcla vertical y el afloramiento costero (véase la Figura 4.10) que trae aguas más profundas y frías ricas en nutrientes a la superficie (Figura 24.19).

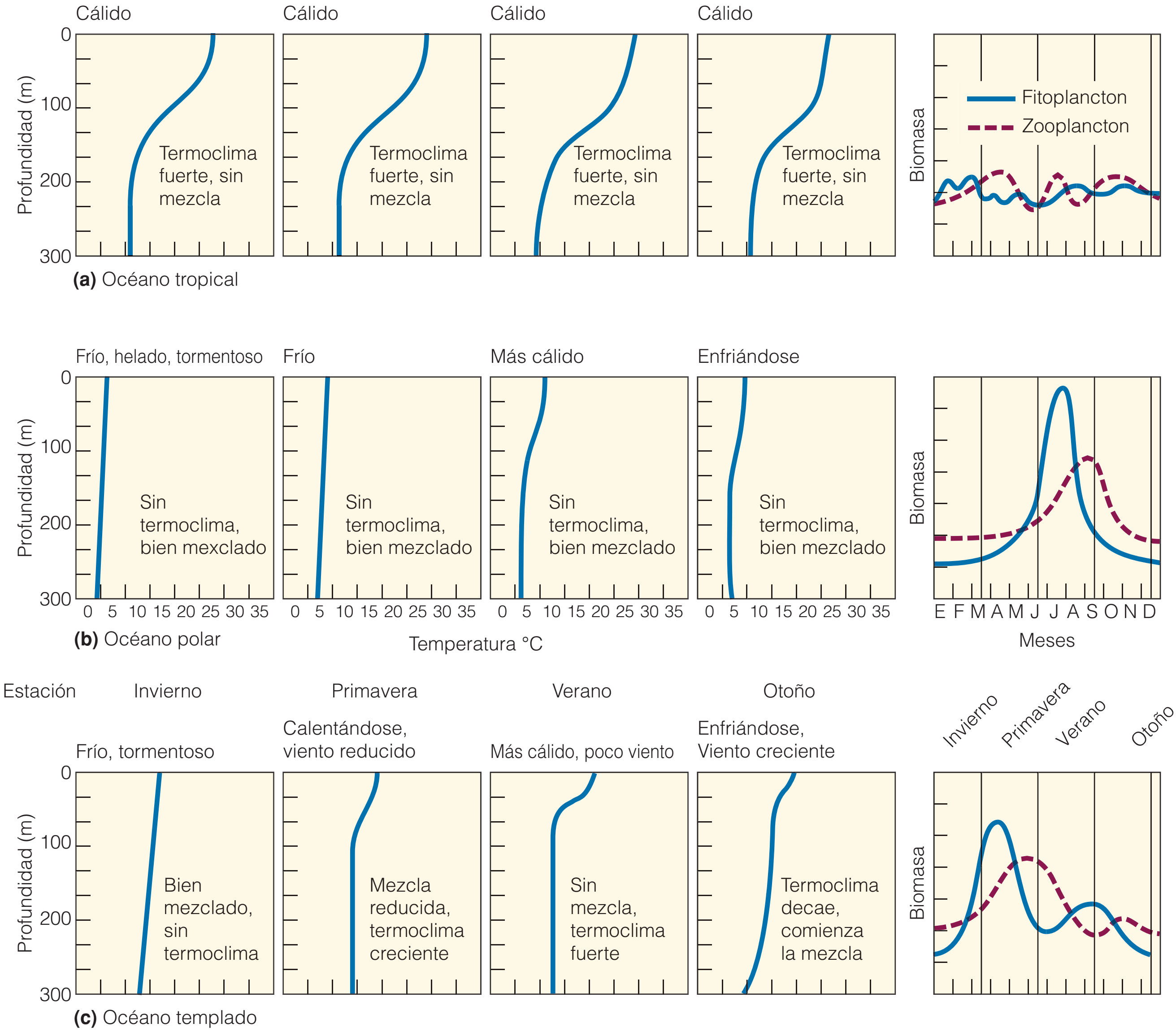


Figura 24.20 | Perfiles termales, alcance de la mezcla vertical y patrones asociados de producción en océanos **(a)** tropicales, **(b)** polares y **(c)** templados durante las cuatro estaciones del año.

En aguas abiertas, la productividad es baja en la mayoría de los océanos tropicales, porque la naturaleza permanente de la termoclina hace más lenta la difusión hacia arriba de los nutrientes. En estas regiones, el crecimiento del fitoplancton es esencialmente controlado por la circulación de nutrientes dentro de la zona fótica. Las tasas de producción permanecen más o menos constantes durante el año (Figura 24.20a). La mayor producción en aguas profundas de los océanos tropicales es donde el agua rica en nutrientes es llevada a la superficie en las regiones ecuatoriales, donde el afloramiento se produce mientras divergen las corrientes (véanse las Figuras 4.10 y 24.20).

La producción también es baja en el Ártico, principalmente debido a las limitaciones de la luz. Una cantidad considerable de energía lumínica se pierde a través de la reflexión por el pequeño ángulo del Sol o es absorbida por el hielo marino cubierto de nieve que cubre un 60 por ciento del Océano Ártico durante el verano.

Por el contrario, las aguas de la Antártida se distinguen por su alta productividad como resultado del afloramiento continuo de agua rica en nutrientes alrededor del continente (Figura 24.20b). La estación de crecimiento es limitada por el corto período de verano. Principalmente la producción en los océanos templados (Figura 24.20c) está muy relacionada con la variación estacional en el suministro de nutrientes, conducido por la dinámica estacional de la termoclina (véase el Apartado 21.8).

Resumen

Definición de lagos (24.1)

Los ecosistemas de lagos y estanques son masas de agua que llenan una depresión en el paisaje. Están formados por muchos procesos desde glaciares y geológicos a actividades humanas. Desde el punto de vista geológico, los lagos y estanques son característicos de la sucesión. Con el tiempo, la mayoría de ellos se llenan, se hacen más pequeños y finalmente pueden ser reemplazados por un ecosistema terrestre.

Estratificación de lagos (24.2)

El lago, un ecosistema casi autónomo, presenta gradientes verticales y horizontales. La estratificación estacional de la luz, la temperatura y gases disueltos influyen en la distribución de la vida en el lago.

Zonación de la vida en los lagos (24.3)

El área en la cual la luz penetra al fondo del lago llamada zona litoral, está ocupada por plantas enraizadas. Más allá de eso hay una zona de aguas abiertas o limnética habitada por fitoplancton, zooplancton y peces. Debajo, en la profundidad de penetración efectiva de la luz, está la región profunda, donde la diversidad de vida varía con la temperatura y el suministro de oxígeno. El fondo o la zona bentónica es un lugar de intensa actividad biológica, donde se da la descomposición de la materia orgánica. Las bacterias anaerobias son dominantes en el fondo por debajo del agua profunda, mientras que la zona bentónica del litoral es rica en organismos descomponedores que se alimentan de detritus.

Ingreso de nutrientes a los lagos (24.4)

Los lagos reciben gran influencia del paisaje circundante en el cual están situados. Pueden clasificarse en eutróficos (ricos en nutrientes), oligotróficos (pobres en nutrientes) o distróficos (ácidos y ricos en material húmico). La mayoría de los lagos están sujetos a eutrofizacion cultural, que es el agregado rápido de nutrientes, especialmente de nitrógeno y fósforo, desde las cloacas, desechos industriales y residuos agrícolas.

Hábitats de las aguas corrientes (24.5)

Las corrientes y su dependencia de material detrítico de los ecosistemas terrestres circundantes establecen ecosistemas de aguas corrientes aparte de otros sistemas acuáticos. Las corrientes dan forma a la vida en arroyos y ríos, y transportan nutrientes y otros materiales río abajo. Los ecosistemas de aguas corrientes cambian longitudinalmente en el flujo y el tamaño desde arroyos de cabecera hasta ríos. Pueden ser rápidos o lentos, caracterizados por una serie de zonas rápidas y charcas.

Adaptaciones al agua corriente (24.6)

Los organismos bien adaptados viven en los arroyos de aguas rápidas. Pueden tener una forma aerodinámica, aplanados para ocultarse en hendiduras o debajo de las rocas o adherirse a las rocas y otros sustratos. En arroyos de flujo lento donde la corriente es mínima, las formas aerodinámicas de los peces tienden a ser reemplazadas por aquellas con cuerpos comprimidos, que les permiten moverse a través de la vegetación acuática. Los invertebrados que habitan en madrigueras están en el fondo limoso. Los invertebrados que cavan madrigueras entran dentro de los cuatro grupos principales que se alimentan de detritos: trituradores, colectores, pastadores y barrenadores.

Continuo del río (24.7)

La vida en las aguas corrientes refleja un continuo de condiciones ambientales variables desde el arroyo de cabecera a la desembocadura del río. Los arroyos de cabecera dependen de la incorporación o ingreso de material detrítico. Cuando el tamaño del arroyo crece, algas y plantas enraizadas se vuelven importantes fuentes de energía reflejadas en la composición de especies cambiantes de peces y vida invertebrada. Los grandes ríos dependen de las finas partículas y materia orgánica disuelta como fuente de energía y nutrientes. La vida del río está dominada por los filtradores y peces que se alimentan del fondo.

Estuarios (24.8)

Los ríos finalmente llegan al océano. El lugar en el cual el agua dulce que llega se pone en contacto con el agua de las mareas que entran y salen es un estuario. La mezcla de agua dulce y la de las mareas crea una trampa de nutrientes que es aprovechada por la vida del estuario. La naturaleza y distribución de la vida del estuario está determinada por la salinidad. Mientras la salinidad disminuye desde el estuario hacia el río, también lo hacen las especies marinas. Un estuario sirve como lugar de alimentación para muchos organismos marinos, particularmente una cantidad de peces y mariscos comercialmente importantes, porque aquí los juveniles están protegidos de los depredadores y las especies que compiten no pueden tolerar una menor salinidad.

Océano abierto (24.9)

El ambiente marino se caracteriza por la salinidad, las olas, las mareas, la profundidad y su amplitud. Como los lagos, los océanos experimentan estratificación de la temperatura (y otros parámetros físicos) y estratificación de los organismos que habitan en las diferentes capas verticales. El mar abierto puede dividirse en varias zonas verticales. La zona hadalpelágica incluye áreas encontradas en los fosos y cañones de la profundidad del mar. La zona abisopelágica se extiende desde el lecho marino a una profundidad de 4.000 m aproximadamente. Arriba está la zona batipelágica, que carece de luz solar y está habitada por especies características, como ciertos tiburones y calamares. Tanto la zona batipelágica como la mesopelágica dependen de una lluvia de material detrítico de la zona superior iluminada, la zona epipelágica, para obtener energía.

Vida oceánica (24.10)

El fitoplancton domina las aguas superficiales. Las zonas litorales y neríticas son más ricas en plancton que el océano abierto. El nanoplancton minúsculo, que constituye la mayor biomasa de aguas templadas y tropicales, es la principal fuente de producción primaria. Las especies herbívoras del zooplancton, especialmente los copépodos se alimentan de fitoplancton. Son presa de los zooplancton carnívoros. La mayor diversidad de zooplancton, incluyendo formas larvarias de peces, se da en el agua de las plataformas y afloramientos: la menor diversidad se encuentra en el océano abierto. Constituyendo las mayores formas de vida está el necton que nada libremente, que varía entre pequeños peces, tiburones y ballenas. Los organismos bentónicos (aquellos que viven en el suelo de la profundidad del océano) varían con la profundidad y el sustrato. Son estrictamente heterótrofos y dependen de materia orgánica que es arrastrada al fondo. Incluyen filtradores, colectores, los que se alimentan de depósitos y depredadores.

Chimeneas hidrotermales (24.11)

A lo largo de crestas volcánicas se encuentran las chimeneas hidrotermales, habitadas por formas de vida únicas y recientemente descubiertas, incluyendo cangrejos, almejas y gusanos. Las bacterias quimiosintéticas que usan sulfatos como fuente de energía responden de la producción primaria en estas comunidades de chimeneas hidrotérmicas.

Arrecifes de coral (24.12)

Los arrecifes de coral son oasis ricos en nutrientes rodeados de aguas tropicales pobres en nutrientes. Son ecosistemas complejos que se basan en corales antozoarios y algas coralinas. Sus hábitats productivos y variados albergan a una alta diversidad de vida invertebrada y vertebrada.

Productividad de los océanos (24.13)

La productividad primaria en los ambientes marinos se limita a las regiones en las cuales la disponibilidad de luz y nutrientes puede permitir la fotosíntesis y el crecimiento vegetal. Las áreas de mayor productividad son regiones costeras y áreas de afloramientos. En los océanos abiertos, especialmente en áreas tropicales, la productividad es baja porque la naturaleza permanente de la termoclina hace más lenta la difusión hacia arriba de los nutrientes. La producción primaria en océanos templados está fuertemente relacionada con la variación estacional del suministro de nutrientes, dirigida por la dinámica estacional de la termoclina.

Preguntas de estudio

1. ¿Qué distingue a la zona litoral de la zona limnética en un lago?. ¿Qué distingue a la zona limnética de la zona profunda?
2. ¿Qué condiciones distinguen la zona bentónica de otras capas de ecosistemas lacustres? ¿Cuál es el papel dominante de la zona bentónica?
3. Diferencie entre oligotrofia, eutrofia y distrofia.
4. ¿Qué características físicas son únicas de los ecosistemas de aguas corrientes? Compare estas condiciones en los arroyos de flujo rápido y lento.
5. ¿Cómo cambian las condiciones ambientales a lo largo del continuo de un río?
6. ¿Qué es un estuario?
7. Caracterice las principales zonas de vida del océano, tanto verticales como horizontales.
8. ¿En que forma difiere la estratificación de la temperatura en mares tropicales de las regiones templadas del océano? ¿De qué forma influyen estas diferencias en los patrones de productividad primaria?

9. ¿Qué son las chimeneas hidrotermales y qué es lo que hace que la vida entorno a ellas sea única?

10. ¿Qué son los arrecifes de coral y cómo se forman?

Bibliografía adicional

Allan, J. D. 1995. ***Stream ecology: Structure and functioning of running waters*****. Dordrect: Kluwer Academic Press.**

Amplia referencia sobre la ecología de los ecosistemas de los cursos de agua.

Grassle, J. F. 1991. Deep-sea benthic diversity. ***Bioscience*** **41:464-469.**

Una excelente introducción muy bien escrita para aquellos interesados en el extraño y maravilloso mundo de las profundidades del océano.

Gross, M. G., and E. Gross. 1995. ***Oceanography: A view of Earth, 7º ed. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.***

Una excelente referencia sobre los aspectos físicos del mar.

Jackson, J. B.C. 1991. Adaptation and diversity of reef corals. ***Bioscience*** **41:475-482.**

Este excelente artículo de revisión relaciona patrones de distribución de especies con la historia de la vida y con las perturbaciones.

Nybakken, J. W. 2004. ***Marine biology: An ecological approach*****, 6º ed. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings.**

Una excelente referencia sobre la vida y los ecosistemas marinos. Muy bien escrita e ilustrada.

Wetzel, R. G. 2001. ***Limnology: Lake and river ecosystems*****, 3º ed. San Diego: Academic Press.**

Una notable referencia que provee una introducción a la ecología de los ecosistemas de aguas dulces.

Capítulo 25 | Transiciones tierra-agua

25.1 La zona intermareal es la transición entre ambientes terrestres y marinos
25.2 Las líneas costeras rocosas tienen un marcado patrón de zonación
25.3 Las costas fangosas y las costas de arena son ambientes severos
25.4 Las mareas y la salinidad determinan la estructura de las marismas saladas
25.5 Los manglares reemplazan a las marismas saladas en las regiones tropicales
25.6 Los humedales de agua dulce son un variado grupo de ecosistemas
25.7 La hidrología determina la estructura de los humedales de agua dulce
25.8 En los humedales de agua dulce se desarrolla una rica diversidad de vida

Donde se encuentran la tierra y el agua, hay una zona de transición que da lugar a diversidad de ecosistemas únicos. En los ambientes costeros, se da la transición entre los ambientes terrestres y marinos. Estos se clasifican según su geología subyacente y sustrato: tipo de sedimento, tamaño y forma. El producto de la erosión marina, la costa rocosa, es el tipo de costa más primitivo, dado que ha sido alterado mínimamente. Las playas de arena, que se encuentran en lugares de sedimentación dominados por las olas, son ambientes altamente dinámicos y sujetos a cambios continuos y, a menudo, extremos. Asociados a los ambientes de estuarios o en regiones protegidas de las dunas costeras, están las marismas mareales, las marismas saladas y las selvas de manglares.

Las zonas de transición entre el agua dulce y la tierra se caracterizan por los pantanos terrestres dominados por plantas especializadas que aparecen cuando las condiciones del suelo permanecen saturadas la mayor parte del año o todo el año. Estas zonas son las marismas, las ciénagas, las turberas ácidas y las zonas de vegetación emergente en ríos y lagos.

En este capítulo, analizaremos estos ambientes únicos y los organismos que los habitan.

25.1 | La zona intermareal es la transición entre ambientes terrestres y marinos

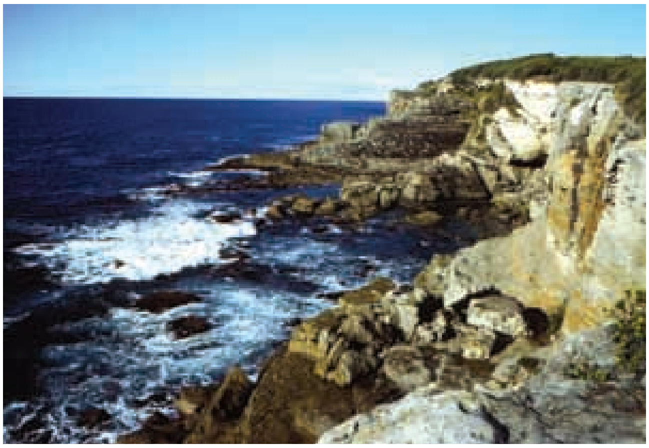
Todas las costas intermareales, rocosas, arenosas, fangosas, protegidas o golpeadas por el oleaje, tienen un rasgo en común: están alternativamente expuestas a las mareas o sumergidas a causa de ellas. En general, la zona de la costa marítima está limitada, por un lado, por la altura de la marea alta extrema y, por el otro, por la altura de la marea baja extrema. En estos límites, las condiciones cambian de una hora a la otra por el flujo y reflujo de las mareas (véase el Apartado 4.9). En pleamar, la costa marítima es un mundo acuático; en bajamar, pertenece al ambiente terrestre, con sus extremos de temperatura, humedad y radiación solar. A pesar de estos cambios, los habitantes de la costa marítima son, básicamente, organismos marinos adaptados para soportar un cierto grado de exposición al aire durante diferentes periodos de tiempo.

En bajamar, las capas más elevadas de la vida intermareal están expuestas al aire, las amplias fluctuaciones de temperatura, la intensa radiación solar y la desecación por un período de tiempo importante; por otro lado, es posible que las franjas más bajas de la costa intermareal sólo estén expuestas brevemente antes de que la marea ascendente las sumerja de nuevo. Estas condiciones cambiantes originan uno de los rasgos característicos de la línea de la costa: la zonación de la vida.

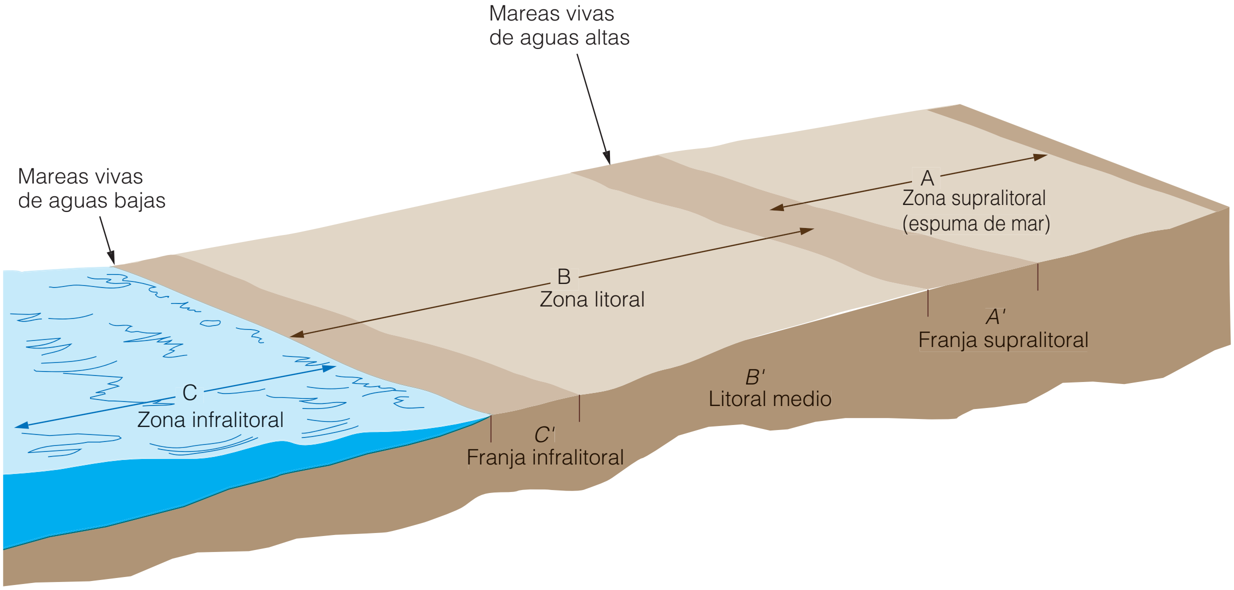
25.2 | Las líneas costeras rocosas tienen un marcado patrón de zonación

Todas las costas rocosas tienen tres zonas básicas (Figura 25.1), cada una de las cuales se caracteriza por los organismos dominantes en ellas (Figura 25.2). El acercamiento a una costa rocosa desde la tierra está marcado por una transición gradual desde los líquenes y las plantas terrestres hacia la vida marina que depende, al menos en parte, de las aguas mareales. Al alejarnos de la **zona** terrestre o **supralitoral** o **supramareal**, el primer cambio más importante del ambiente terrestre adyacente aparece en la **franja supralitoral**, donde el agua salada llega solamente cada 2 semanas con las mareas vivas. Ésta está marcada por la zona negra, llamada así por la fina capa negra de cianobacterias (*Calothrix*) que crecen en la roca junto a los líquenes (*Verrucaria*) y al alga verde (*Entophysalis*) por encima de la línea de agua de la marea alta. Estos organismos, que viven en condiciones en las que pocas plantas podrían sobrevivir, representan una comunidad esencialmente no marina. En esta zona negra son comunes los bígaros, pequeños caracoles del género *Littorina* (de las cuales deriva el término zona litoral), que se alimentan de las algas húmedas que cubren las rocas.

Debajo de la zona negra yace la **zona litoral** o **intermareal**, que diariamente tapan o descubren las mareas. En los extremos superiores, abundan los percebes. Las ostras, los mejillones azules y las lapas aparecen en las partes media y



(a)



(b)

Figura 25.1 | (a) Línea de costa rocosa en la costa de la isla Sur de Nueva Zelanda. **(b)** Zonación básica de costas rocosas. Observe este gráfico cuando se estudia la Figura 25.2.

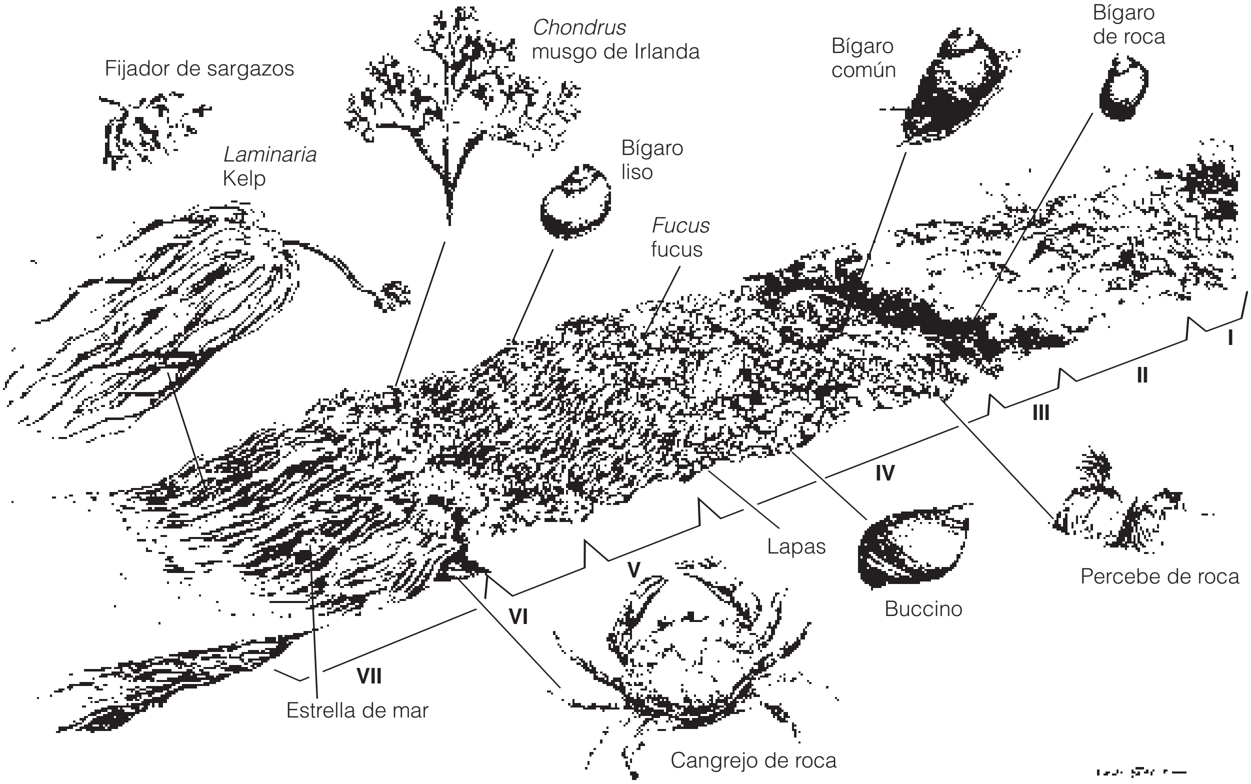


Figura 25.2 | Zonación en una costa rocosa sobre el Atlántico Norte. Compárese con la Figura 25.1b. I, tierra: líquenes, hierbas, pastos; II, piedras sin vegetación, III, zona de alga negra y bígaro de roca (*Littorina*); IV, zona de percebes (*Balanus*): percebes, buccinos, bígaros comunes, mejillones, lapas; V, zona de fucus: fucus *(Fucus)* y bígaros lisos; VI, zona de musgo de Irlanda *(Chondrus)*; VII, zona de Laminaria.

baja de la zona litoral, al igual que el bígaro común. Hay un grupo relíctico de plantas, las algas pardas, que ocupa la mitad más baja de la zona litoral (el litoral medio) en los climas más fríos y que, en ciertos lugares, abunda más que los percebes. Este grupo se conoce comúnmente como algas tipo fucus (*Fucus* spp. y *Ascophyllum nodosum*). En las costas de superficies duras que han sido cubiertas en parte por arena y barro, es probable que los mejillones azules remplacen a las algas pardas.

En la parte más baja de la zona litoral, que solamente queda descubierta durante las mareas vivas y que aunque la acción de las olas sea fuerte no se descubre ni siquiera entonces, está la **franja infralitoral**. Esta zona, expuesta durante cortos periodos de tiempo, se compone de selvas de alga parda grande, *Laminaria* (perteneciente a los sargazos), con un rico «sotobosque» de plantas más pequeñas como los fijadores de los sargazos y animales. Bajo la franja infralitoral está la **zona infralitoral** o **submareal**.

El pastoreo, la depredación, la competencia, el establecimiento de larvas y la acción de las olas tienen una gran influencia sobre el patrón de la vida en las costas rocosas. Las olas traen una provisión constante de nutrientes y se llevan material orgánico. Además, mantienen el follaje de las algas marinas en movimiento constante; las hacen moverse hacia dentro y hacia fuera de los lugares con sombra y con luz solar, permitiendo una distribución más pareja de la luz y, por lo tanto, una fotosíntesis más eficiente. Al desplazar plantas e invertebrados del sustrato rocoso, las olas abren espacio para la colonización por parte de las algas y de los invertebrados, y reducen la fuerte competencia interespecífica. La fuerte acción de las olas puede reducir la actividad de depredadores tales como la estrella de mar y los erizos de mar que se alimentan de los invertebrados sésiles intermareales. De hecho, la alteración influye sobre la estructura de la comunidad.

La marea baja deja charcos de agua en las grietas, en las cuencas de las rocas, y en las depresiones (Figura 25.3). Estos sitios representan diferentes hábitats que difieren notablemente de la roca expuesta y del mar abierto y que, incluso, difieren entre sí. Cuando hay marea baja, todos los charcos están sujetos a las amplias y repentinas fluctuaciones de temperatura y salinidad. Los cambios son más marcados en los charcos menos profundos. Bajo el Sol de verano, es posible que la temperatura se eleve por encima

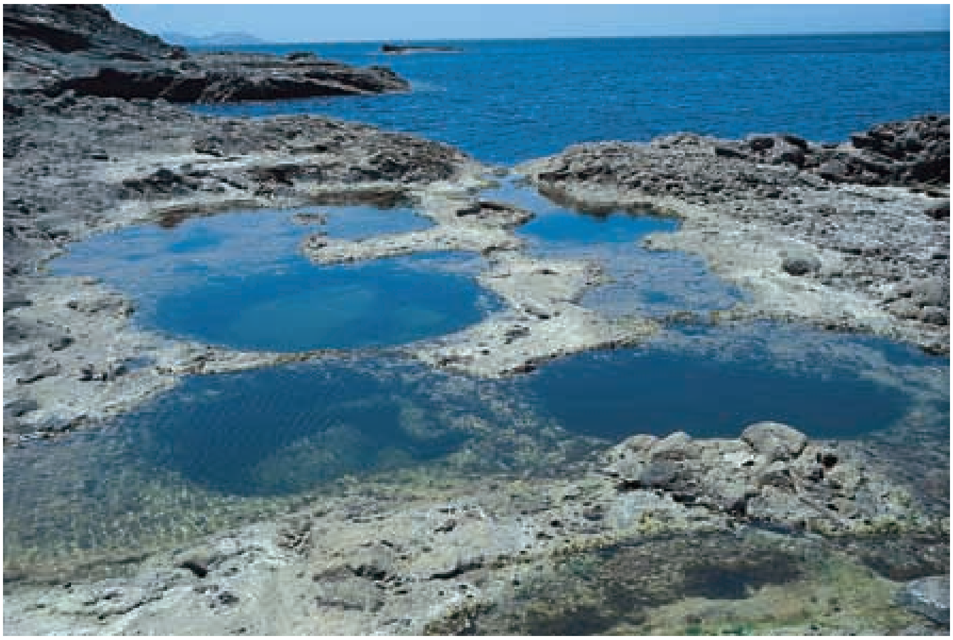


Figura 25.3 | Charcos mareales llenan las depresiones a lo largo de esta gran línea costera rocosa en Maine.

de la máxima que muchos organismos pueden soportar. Cuando se evapora el agua, especialmente en los charcos poco profundos, se pueden formar cristales de sal alrededor de los bordes. Cuando la lluvia o el desagüe de la tierra que está alrededor traen agua dulce a los charcos, puede haber un descenso de la salinidad. En los charcos profundos, esta agua dulce tiende a formar una capa en la parte superior, por lo que se desarrolla una fuerte estratificación de salinidad que poco afecta a la capa inferior y a sus habitantes. Si el crecimiento de las algas es importante, el oxígeno será alto durante las horas de luz pero bajo durante la noche, una situación que rara vez se da en el mar. Este aumento de CO_2 durante la noche disminuye el pH (véase el Apartado 4.7). La mayoría de los charcos recuperan las condiciones marinas repentinamente con la marea creciente y experimentan repentinos cambios de temperatura, salinidad y pH. La vida en los charcos mareales debe ser capaz de soportar estas fluctuaciones extremas.

25.3 | Las costas fangosas y las costas de arena son ambientes severos

Las costas fangosas y las de arena generalmente parecen no tener vida marina durante la marea baja, lo que representa un gran contraste con la costa rocosa, llena de vida. Sin embargo, la arena y el barro negro no son tan estériles como parecen: debajo de ellos, la vida está latente, a la espera de la próxima marea alta.

La costa arenosa es un ambiente severo, un producto de la dura e incesante meteorización de la roca, en la costa y hacia el interior. Los ríos y las olas transportan los productos de la meteorización de la roca y los depositan en forma de arena a lo largo del borde del mar. El tamaño de las partículas de arena depositadas influye en la naturaleza de la playa de arena, en la retención de agua durante marea baja y en la capacidad de los animales de cavar en ella. En las zonas resguardadas de la costa, la pendiente de la playa puede ser tan gradual que la superficie parece plana. Debido a esto, las corrientes mareales salientes son lentas y dejan atrás un residuo de material orgánico que se desprende del agua y se deposita. En estas situaciones, se desarrollan las marismas.

La vida en la arena es casi imposible. La arena no ofrece superficie de agarre para las algas marinas y la fauna que se asocia con ella; los cangrejos, las lombrices y los caracoles característicos de las grietas de las rocas no encuentran protección aquí. Las formas de vida, entonces, están obligadas a vivir debajo de la arena.

La vida en las playas arenosas y fangosas consiste en la **epifauna** (organismos que viven en la superficie de sedimentos) e **infauna** (organismos que viven en los sedimentos). La mayoría de la infauna ocupa cámaras permanentes o semipermanentes en la arena o el fango y son capaces de cavar rápidamente en el sustrato. Otros componentes de la infauna viven entre las partículas de la arena y el fango. El tamaño de estos pequeños organismos, llamados **meiofauna** (mesofauna), varía entre los 0,05 y 0,5 mm. Estos organismos son los copépodos, ostrácodos, nemátodos y los gastrotricos.

Las playas arenosas también presentan zonación relacionada con las mareas (Figura 25.4), pero es necesario cavar para descubrirla. Los cangrejos fantasmas del color

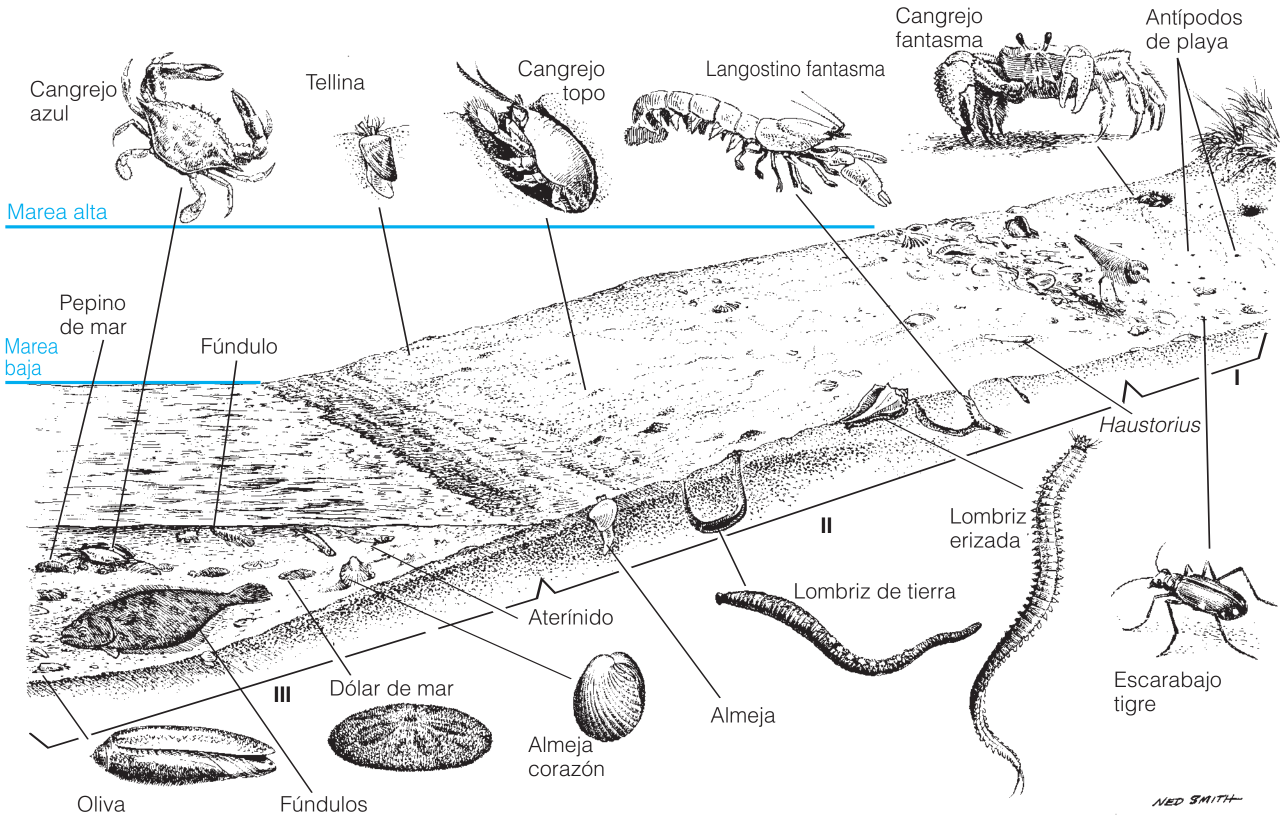


Figura 25.4 | La vida en una playa de arena en la costa del Atlántico medio. Aunque no haya una fuerte zonación, hay un gradiente de variación de los organismos entre la tierra y el mar. I, zona supramareal: cangrejos fantasma y anfípodos; II, zona intermareal: langostino fantasma, lombrices erizadas, almejas, lombrices de tierra, cangrejo topo; III, zona submareal: dólar de mar, cangrejo azul. La línea azul señala el nivel de la marea alta.

de la arena y las pulgas de playa ocupan la parte superior de la playa, la supralitoral. La playa intermareal, el litoral, es una zona donde aparece la verdadera vida marina. Aunque las playas arenosas no tienen la riqueza de las playas rocosas, las poblaciones de especies individuales de animales, en gran parte, cavadores son, generalmente, enormes. Un conjunto de animales, entre ellos la estrella de mar y su pariente el dólar de mar, se pueden encontrar sobre la línea de marea baja y la zona litoral.

Los organismos que viven en la arena y el fango no experimentan las mismas fluctuaciones extremas de temperatura que experimentan los que viven en las costas rocosas. Aunque la temperatura superficial de la arena al mediodía puede ser 10 o más °C por encima de la del agua del mar que baja, unos centímetros más abajo, la temperatura permanece constante todo el año. Ni hay gran oscilación en la salinidad, incluso cuando el agua dulce corre sobre la arena. Por debajo de los 25 cm, la salinidad varía poco.

Cerca y debajo de la línea de marea baja vive un gasterópodo depredador que se alimenta de bivalvos bajo la arena. En la misma área, se esconden cangrejos portúnidos depredadores, como el cangrejo azul y el verde, que se alimentan de topos de mar, almejas y otros organismos. Se mueven hacia adelante y hacia atrás con las mareas. Las mareas entrantes también traen pequeños peces depredadores, como los fúndulos y los aterínidos. A medida que la marea retrocede, las gaviotas y las aves de la costa recorren apresuradamente la arena y las marismas en busca de alimento.

La base energética para la vida en las costas arenosas es la acumulación de materia orgánica. La mayoría de las costas arenosas contienen cierta cantidad de desechos de algas marinas, animales muertos y heces que traen las mareas. Esta materia orgánica se acumula dentro de la arena, en zonas resguardadas. Está sujeta a la descomposición por bacterias, que se produce más rápido en mareas bajas. Varios de los organismos que se alimentan de desechos ingieren mucha materia orgánica para obtener bacterias. Entre ellos destacan varios nematodos y copépodos (Harpacticoida), gusanos poliquetos (*Nereis*), moluscos gasterópodos y lombrices de mar (*Arenicola*), que son responsables de los rastros espiralados y cónicos de las playas. Otros animales de playas arenosas son los filtradores, quienes obtienen su alimento seleccionando partículas de materia orgánica del agua de la marea. Dos de estos, que avanzan y retroceden con la marea alternadamente, son los cangrejo topo (*Emerita*) y la tellina (*Donax*).

25.4 | Las mareas y la salinidad determinan la estructura de las marismas saladas

Las **marismas** saladas se dan en las llanuras aluviales que bordean a los estuarios y en el resguardo de los bancos de arena, en las barras costeras y en las islas a lo largo de la costa, en latitudes templadas. La estructura de una marisma salada está determinada por las mareas y por la salinidad, lo cual genera una serie de comunidades de plantas claramente marcadas y distintivas.

Desde el borde del mar hasta las tierras altas, las zonas de vegetación, distintivas por su forma y color, se desarrollan y reflejan una microtopografía que eleva a las plantas a distintas alturas, dentro y sobre la marea alta (Figura 25.5). Las cordeleras de las marismas (*Spartina alterniflora*), de crecimiento alto y verde profundo se hallan generalmente en el borde más cercano al mar de las marismas y en los riachuelos mareales de la línea costera a lo largo del Este de América del Norte. La cordelera forma una franja marginal entre el fango descubierto al frente y la marisma alta detrás. Tiene una alta tolerancia a la salinidad y puede vivir semisumergida. Con el fin de obtener aire para sus raíces, enterradas en el fango anaeróbico, la cordelera tiene tubos huecos que van desde la hoja hasta la raíz, a través de los cuales el oxígeno se difunde.

Arriba y detrás de la marisma baja está la marisma alta, situada al nivel de la pleamar media. En este nivel de la marisma alta la cordelera da paso, algo abruptamente, a un tipo de cordelera pequeña. Esta forma más pequeña de *Spartina* es amarillenta en apariencia, y contrasta con la forma verde, oscura y alta. Esta forma pequeña es un ejemplo de la plasticidad fenotípica como respuesta a las condiciones ambientales de la marisma alta (véase el Capítulo 2). La marisma alta tiene una salinidad superior y una entrada decreciente de nutrientes que son la consecuencia de un flujo de intercambio mareal más bajo que en la marisma baja. Aquí también crecen las salicornias carnosas y translúcidas (*Salicornia* spp.) que se vuelven de color rojo claro en otoño, los espliegos de mar (*Atriplex patula*) y la sosa blanca (*Suaeda maritima*).

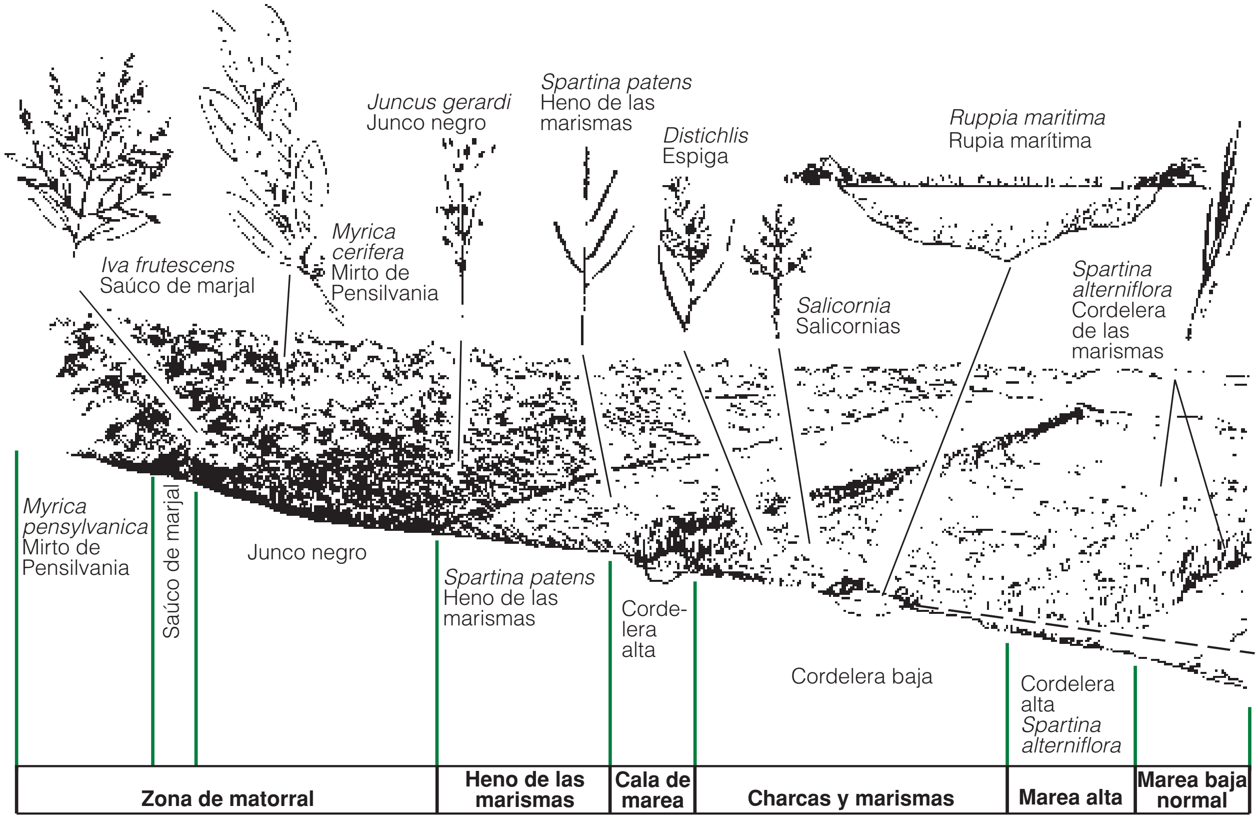

Iva frutescens
Saúco de marjal
Myrica cerifera
Mirto de Pensilvania
Juncus gerardi
Junco negro
Spartina patens
Heno de las marismas
Distichlis
Espiga
Salicornia
Salicornias
Ruppia maritima
Rupia marítima
Spartina alterniflora
Cordelera de las marismas
Myrica pensylvanica
Mirto de Pensilvania
Saúco de marjal
Junco negro
Spartina patens
Heno de las marismas
Corde-lera alta
Cordelera baja
Cordelera alta
Spartina alterniflora
Zona de matorral
Heno de las marismas
Cala de marea
Charcas y marismas
Marea alta
Marea baja normal

Figura 25.5 | Patrones de zonación en una marisma ideal de Nueva Inglaterra, mostrando la relación de la distribución de las plantas con la microtopografía y el sumergimiento.

Donde la microelevación es alrededor de 5 cm por encima de la pleamar media, la *Spartina alterniflora* pequeña y sus asociados son reemplazados por el heno de las marismas (*Spartina patens*) y una espiga o spicata asociada (*Distichlis spicata*). A medida que la microelevación aumenta varios centímetros más por encima de la pleamar media y si hay alguna entrada de agua dulce, la *Spartina* y la *Distichlis* pueden ser reemplazadas por dos especies de juncos negros (*Juncus roemerianus* y *Juncus gerardi*), llamados así porque su color verde oscuro se vuelve casi negro en otoño. Más allá de los juncos negros y a menudo reemplazándolos, se da el crecimiento de matorrales de saúco de marjal (*Iva frutescens*) y de hierba cana (*Baccharis halimifolia*). Sobre la franja de las tierras altas crece el mirto de Pensilvania (*Myrica pensylvanica*) y el acebo marítimo de flores rosas (*Hibiscus palustris*).

Dos características llamativas de las marismas son las salinas mareales y los arroyos serpenteantes, que se intercalan. El arroyo forma un sistema intrincado de canales de drenaje que lleva el agua de la marea de nuevo al mar. Sus orillas expuestas soportan una densa población de algas de fango, diatomeas y dinoflagelados que son fotosintéticamente activas todo el año. Las salinas son depresiones circulares y elípticas inundadas con la marea alta. Durante la marea baja, permanecen llenas de agua salada. Si no hay demasiada profundidad, el agua puede evaporarse completamente, y dejar una concentración de sal acumulada en el fango. Los bordes de estos terrenos llanos pueden ser invadidos por salicornias y espigas (Figura 25.6).

A pesar de que la marisma no sobresale por su diversidad, es el hogar de varios organismos interesantes. Algunos de los habitantes son residentes permanentes de la arena y el fango; otros son visitantes estacionales; y la mayoría vagabundos que van a alimentarse durante las mareas bajas y altas.

Tres animales dominantes de la marisma baja son los mejillones (*Modiolus demissus*), que se entierran hasta la mitad en el fango; los cangrejos violinistas (*Uca* spp.), que se desplazan en la marisma de la marea baja; y los bígaros de marismas ((*Littorina* spp.), que se mueven desde el tallo de la *Spartina* hasta el fango para alimentarse de algas. Tres vertebrados llamativos residentes de la marisma baja del Este de América del Norte son el galápago de dorso diamantino (*Malaclemys terrapin*), el rascón badajo (*Rallus longirostris*) y el gorrión playero (*Ammospiza maritima*).

En la marisma alta, la vida animal cambia abruptamente al igual que la vegetación. El pequeño caracol pulmonado color café (*Melampus*), que se encuentra a montones debajo de la hierba, reemplaza a los bígaros de marismas. El playero aliblanco (*Catoptrophorus semipalmatus*) y el gorrión playero de cola afilada (*Ammospiza caudacuta*) reemplazan al rascón badajo y al gorrión playero.

La marea baja trae consigo a gran cantidad de depredadores a la marisma, para que se alimenten. Las garzas, las garcetas, las gaviotas, las golondrinas de mar, los playeros aliblancos, los ibises, los mapaches y otras especies se extienden sobre el suelo al descubierto de la marisma y los bancos fangosos de los arroyos mareales. Durante la marea baja, las redes tróficas cambian a medida que el agua de la marea inunda la marisma. Los peces depredadores pequeños, como aterínidos (*Menidia menidia*), los fúndulos (*Fundulus heteroclitus*) y los espinosos (*Apeltes quadracus*), solamente en aguas de canales de marea baja, se esparcen en la marisma de marea alta, de la misma manera que lo hace el cangrejo azul.

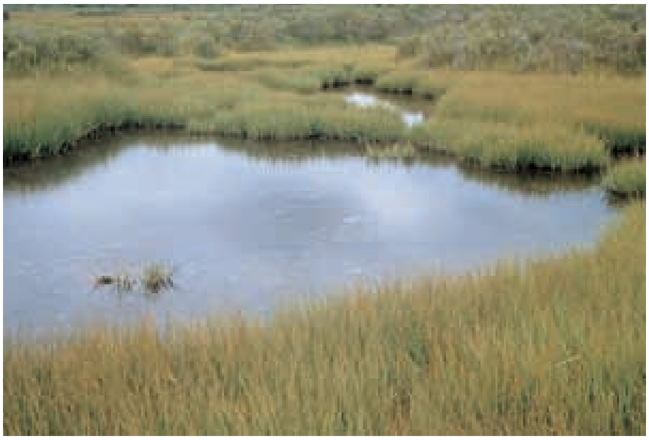


Figura 25.6 | Una salina o charca en la salina alta.

25.5 | Los manglares reemplazan a las marismas saladas en las regiones tropicales

Los manglares reemplazan a las marismas de zonas intermareales en las regiones tropicales, los cuales cubren desde un 60 por ciento hasta un 75 por ciento de la línea costera de las zonas tropicales. Los manglares se desarrollan donde la acción de las olas esta ausente, donde los sedimentos se acumulan y donde el fango es anóxico (sin oxígeno). Se extienden desde el mar hacia la tierra por todo el gradiente vertical de las mareas, donde sólo están periódicamente inundados. Las plantas dominantes son los mangles, que incluyen 8 familias y 12 géneros dominados por la *Rhizophora, Avicennia, Bruguiera*, y *Sonneratia*. Junto con éstas, crecen otras plantas con tolerancia a la sal, en su mayoría arbustos. En su forma adulta, los mangles varían entre formas pequeñas y formas rastreras hasta árboles de 30 m de alto. Todos los mangles tienen raíces superficiales y que se extienden ampliamente, muchos con raíces de apoyo que salen del tronco o las ramas. Muchas especies tienen prolongaciones de las ramas llamadas pneumatóforos, que obtienen oxígenos para las raíces. La maraña de raíces de apoyo y los pneumatóforos ralentizan el movimiento del agua de la marea, lo cual permite que se asienten los sedimentos. La tierra comienza su trayecto hacia el mar, seguida por los manglares colonizadores.

Los manglares albergan una rica fauna, con una mezcla única de vida terrestre y marítima. Viviendo y anidando en las ramas más altas se encuentran varias especies de aves, especialmente las garzas y las garcetas. Al igual que en las marismas, los caracoles *Littorina* viven en las raíces de apoyo y en los troncos de los árboles de los manglares. También adheridos a los tallos y a las raíces de apoyo están las ostras y los percebes, y en el fango, en la base de las raíces de apoyo, están los caracoles que se alimentan de desechos. Los cangrejos violinistas y los cangrejos de tierra tropicales escarban en el fango durante la marea baja y viven de las raíces de apoyo y de las tierras altas durante la marea alta. En los manglares de Indomalasia viven los saltarines del fango, peces del género *Periophthalmus*, con ojos ubicados en la parte alta de la cabeza. Viven en huecos del fango y se arrastran hasta la superficie. En muchos casos actúan como anfibios más que como peces.

Las aguas protegidas cerca de las raíces son lugares propicios para el crecimiento y el refugio de las larvas y los cangrejos jóvenes, los camarones y los peces.

25.6 | Los humedales de agua dulce son un variado grupo de ecosistemas

Las zonas de transición entre el agua dulce y la tierra están caracterizadas por los humedales interiores. Estos ambientes únicos forman ecotonos entre los ecosistemas acuáticos y terrestres adyacentes, y comparten características de ambos. Los humedales cubren el 6 por ciento de la superficie de la Tierra. Se encuentran en cualquier zona climática, pero su presencia es local. Solo unos pocos, como los Everglades, en Florida; el Pantanal, en Brasil; el Okavongo, en África del Sur (Figura 25.7), y los Fens, en Inglaterra, cubren áreas extensas del paisaje (véase Cuestiones de ecología: El continuo deterioro de los humedales).

Los humedales varían a lo largo de un gradiente desde suelos permanentemente inundados hasta periódicamente saturados (Figura 25.8) y albergan plantas especializadas que se desarrollan cuando las condiciones del suelo permanecen saturadas de agua durante todo el año o la mayor parte de éste. Estas plantas hidrófitas (amantes del agua) se adaptan para crecer en el agua o en suelos periódicamente anaeróbicos (carecen de oxígeno) por exceso de agua (véase el Capítulo 6). Las **plantas hidrófitas** se clasifican generalmente en tres grupos: (1) plantas de humedales estrictas que necesitan suelos saturados: algunos ejemplos son las espigas de agua sumergida, los lirios flotantes, las eneas emergentes y los juncos, y árboles, como el ciprés de los pantanos (*Taxodium distichum*); (2) plantas de pantano facultativas que pueden crecer, tanto en suelos saturados como en tierras altas, y que raramente crecen en otro lado, como ciertas funcias y alisos, y árboles, como el arce rojo (*Acer rubrum*) y álamos (*Populus* spp.); y (3) plantas de pantano ocasionales que generalmente se encuentran fuera de los ambientes de humedales, pero que pueden tolerarlos. Es el último grupo de plantas de importancia para determinar los límites superiores de los humedales a lo largo del gradiente de humedad.

Los humedales se producen generalmente en tres situaciones topográficas (Figura 25.9) Los humedales de cuenca se desarrollan en cuencas poco profundas, que van desde las depresiones de las tierras altas hasta las lagunas y los lagos. Los humedales fluviales se desarrollan a lo largo de ríos y arroyos que, al inundarse periódicamente, rellenan áreas adyacentes separadas de ellos por bancos de tierra. Un tercer tipo, el humedal periférico, se encuentra en los márgenes de los grandes lagos. Lo que diferencia a los tres tipos es, en parte, la dirección del flujo del agua (véase la Figura 25.9). El flujo de agua de los humedales de cuenca es

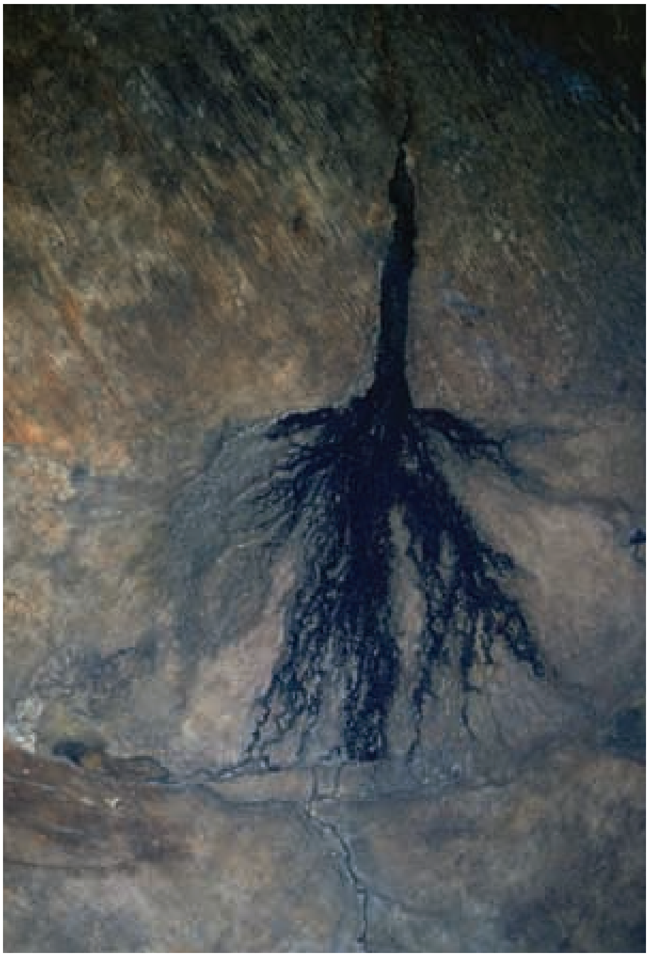
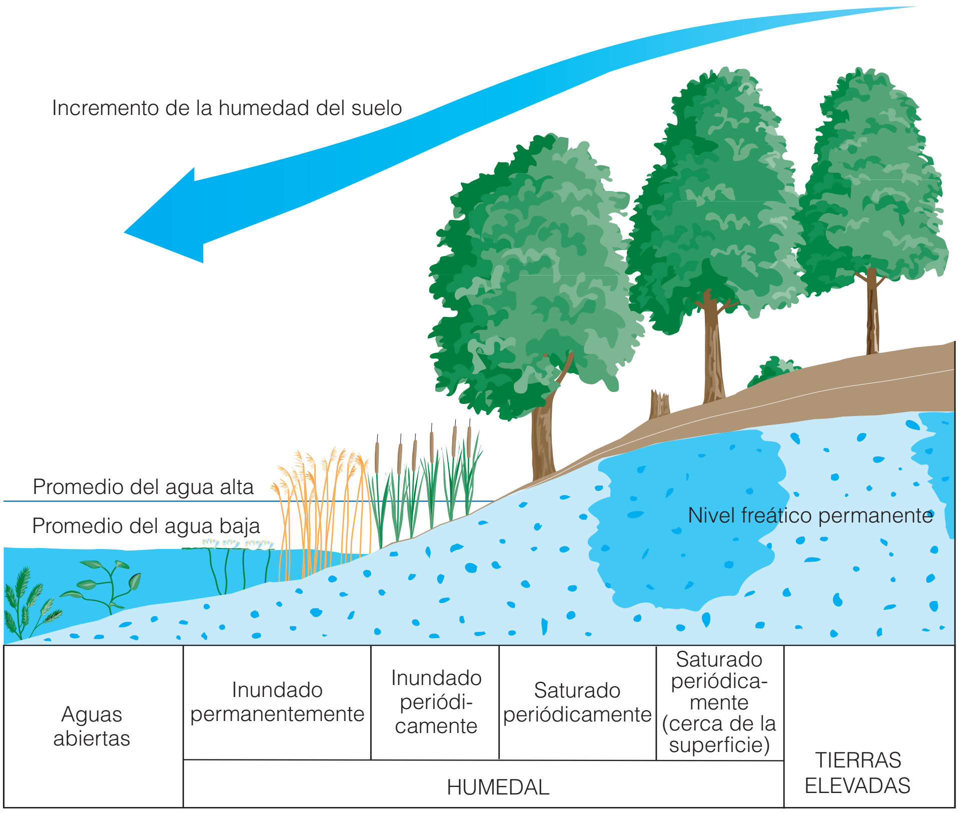


Figura 25.7 | Delta de Okavango fotografiado desde un trasbordador espacial. El rincón nordeste seco de Botswana es el punto de partida para las inundaciones anuales de verano del río Kovango, que se despliega a través de una extensa red de estrechas vías fluviales, lagunas, lagos formados a partir de meandros y tierras inundadas durante la crecida de los ríos que cubren alrededor de 22.000 km² de Botswana.

Figura 25.8 | Ubicación de los humedales a lo largo del gradiente de suelo húmedo.


Incremento de la humedad del suelo
Promedio del agua alta
Promedio del agua baja
Nivel freático permanente
Aguas abiertas
Inundado permanentemente
Inundado periódicamente
Saturado periódicamente
Saturado periódicamente (cerca de la superficie)
HUMEDAL
TIERRAS ELEVADAS

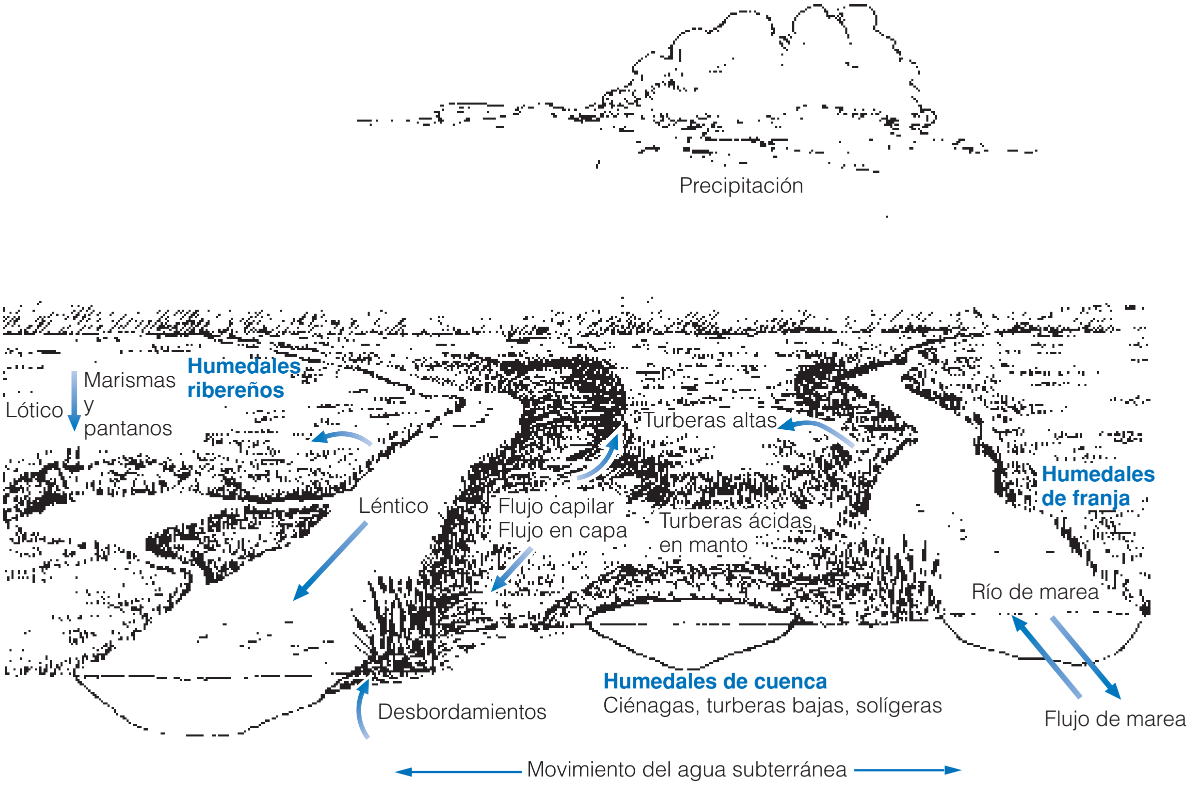

Precipitación
Lótico
Marismas y pantanos
Humedales ribereños
Turberas altas
Humedales de franja
Léntico
Flujo capilar
Flujo en capa
Turberas ácidas en manto
Río de marea
Desbordamientos
Humedales de cuenca
Ciénagas, turberas bajas, solígeras
Flujo de marea
Movimiento del agua subterránea

Figura 25.9 | Flujo de agua en varios tipos de humedales de agua dulce.

Cuestiones de ecología | **El continuo deterioro de los humedales**

Durante siglos, hemos visto a los humedales como lugares misteriosos, prohibidos: fuentes de pestilencia, el hogar de insectos peligrosos y portadores de pestes, y la morada de criaturas siniestras y viscosas que surgen de las aguas de los pantanos. Han sido considerados lugares que deben ser drenados para que su uso sea más productivo según los estándares humanos: terrenos agrícolas, vertedero de residuos sólidos, viviendas, desarrollos industriales y calles. Los romanos drenaron los grandes pantanos alrededor del Tíber para hacer sitio a la ciudad de Roma. William Byrd describió el Pantano *Great Dismal* en la frontera entre Virginia y Carolina del Norte como un «desierto horrible, la humedad asquerosa asciende sin cesar». A pesar de la gran cantidad de tierras secas vacías y disponibles en 1763, una empresa llamada *Dismal Swamp Land Company*, en parte propiedad de George Washington, intentó sin éxito drenar el extremo Oeste del pantano para convertirlo en terrenos agrícolas. Aunque se vio gravemente afectado durante los últimos 200 años, gran parte del pantano todavía se conserva como refugio para la vida silvestre.

Las razones para drenar los humedales son muchas: Las más convincentes están relacionadas con la agricultura. El drenaje de los humedales permite acceder a muchas hectáreas de suelos orgánicos ricos para la producción de cultivos. En la pradera, los agricultores consideraron las ollas (lagunas) un impedimento para las actividades granjeras eficaces. Drenarlas limpia los campos y permite el uso sin obstáculos de grandes maquinarias agrícolas. También hay otras razones. Los terratenientes y los gobiernos locales consideran que los humedales son un incordio económico. No producen ganancias económicas y proporcionan pocos ingresos mediante los impuestos. Muchos consideran que la vida silvestre protegida por los humedales es una amenaza para los cultivos. En cualquier otro lugar, los humedales se consideran terrenos sin valor, como mucho se los rellena y se los utiliza para el desarrollo. Algunos humedales grandes han sido un obstáculo para proyectos de desarrollo de embalses. Por ejemplo, el gran Lago Pymatuning en los estados de Pennsylvania y Ohio cubre lo que alguna vez fuera una turbera *Sphagnum*-tamarack de 4.200 ha. Las turberas del Norte de los Estados Unidos, Canadá, Irlanda y el Norte de Europa son excavadas para obtener combustible, turbas hortícolas y suelos orgánicos. En algunas áreas, esa explotación amenaza con ponerle fin a los ecosistemas de turbera.

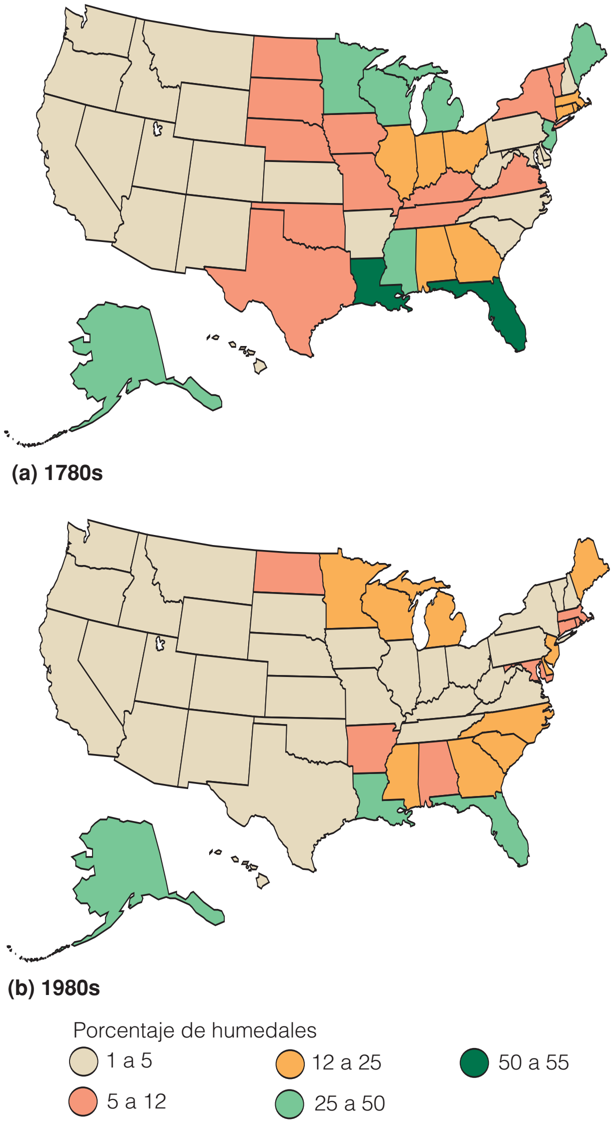
Muchos de los humedales restantes, en especial los del centro Norte y Sudoeste de los Estados Unidos están contaminados y degradados por pesticidas y metales pesados que han llegado a ellos por el drenaje superficial y subsuperficial y los sedimentos de los tierras cultivables que los rodean. Aunque el aporte de nitrógeno y fósforo aumenta la productividad de los humedales, la concentración de herbicidas, pesticidas y metales pesados envenena el agua, destruye la vida invertebrada y produce efectos debilitantes para la vida silvestre (que incluye deformaciones, menor reproducción y muerte). Las aves acuáticas en los humedales que se dispersan por las tierras agrícolas para criar o alimentarse también se encuentran expuestas a la depredación y al no poseer acceso a la vegetación natural de las tierras altas no logran alimentarse bien.

Un 51 por ciento de la población humana de los Estados Unidos y un 70 por ciento del mundo vive a 80 km de las líneas costeras. Con tanta humanidad agrupada cerca de las costas, es obvia la razón por la cual los humedales de las costas se encuentran en peligro y desaparecen rápidamente. A pesar de algunos esfuerzos estatales y federales por regularlos y adquirirlos para reducir la pérdida, los humedales costeros de los Estados Unidos continúan desapareciendo a una tasa de 8.000 ha por año. Durante la época colonial, el área que ahora abarcan los 50 estados de Estados Unidos contiene alrededor de 392 millones de acres de humedales. Durante los últimos 200 años, esa área ha disminuido a 274 millones de acres (Figura 1), y muchos de los que quedan están degradados.

Comúnmente considerados tierras de desechos económicos, las marismas han sido y siguen siendo roturadas, drenadas y rellenadas para el desarrollo inmobiliario (a todos les gusta vivir junto al agua), el desarrollo industrial y la agricultura. La recuperación de los pantanos para la agricultura es mayor en Europa, donde las marismas quedan encerradas dentro de un dique y son drenadas. La mayoría de los terrenos pantanosos y de las marismas de Holanda han sido ganados para construir encima. Muchas ciudades costeras como Boston, Ámsterdam y gran parte de Londres han sido construidas sobre pantanos rellenados. Las marismas cercanas a los desarrollos urbanos e industriales a veces se

---

vertical e incluye precipitaciones e infiltración de agua dentro del suelo. En los humedales fluviales, el flujo del agua es unidireccional. En los humedales periféricos, el flujo se da en dos direcciones, porque incluye el aumento del nivel del lago o la acción de la marea. Estos flujos transportan nutrientes y sedimentos dentro y fuera de los humedales.


(a) 1780s

(b) 1980s

Figura 1 | La pérdida de humedales en los Estados Unidos durante los últimos 200 años. (Adaptado del Departamento de Agricultura de los EE.UU.)

contaminan debido a los derrames de petróleo que queda fácilmente atrapado en la vegetación.

Las pérdidas de humedales costeros tienen un efecto más pronunciado en las marismas y los ecosistemas de estuarios asociados. Son las áreas de cría y reproducción de las pesquerías comerciales y recreativas. Por ejemplo, existe una correlación entre la expansión de las marismas costeras y la producción de camarones en las aguas costeras del Golfo. Las ostras y los cangrejos azules dependen de las marismas, y el deterioro de estas especies importantes se relaciona con la pérdida de marismas. Las marismas costeras son importantes áreas de hibernación de las aves acuáticas. La mitad de las aves acuáticas migratorias del corredor de vuelo de Mississippi dependen de los humedales de la costa del Golfo, y la mayoría de la población ánsar hiberna en las marismas costeras desde la bahía Chesapeake hasta Carolina del Norte. Estos gansos pueden extraer, con su pastoreo o arrancando de raíz, casi un 60 por ciento de la producción bajo tierra de la vegetación de una marisma. La concentración forzada de estas aves migratorias hibernantes en hábitats de marismas reducidas podría poner en peligro a la vegetación de las marismas en el futuro.

La pérdida de humedales ha alcanzado un punto en el cual tanto los valores ambientales como socioeconómicos (incluidos el hábitat de las aves acuáticas, el suministro y calidad de las aguas subterráneas, el almacenamiento por crecidas y las trampas de sedimentos) están en peligro. Aunque los Estados Unidos han logrado progresar en la preservación del resto de los humedales mediante medidas legislativas y la compra de tierras, el futuro de los humedales de agua dulce no está garantizado. La apatía, la hostilidad hacia la preservación de los humedales, las maniobras políticas, las decisiones judiciales y los debates sobre qué representa un humedal permiten la continua destrucción de los humedales a una tasa de más de 200.000 ha por año. ●

1. El parque nacional Everglades, en el Sur de Florida, es uno de los humedales naturales más grandes del mundo. Durante el último siglo, el drenaje de las tierras y la desviación del agua para satisfacer las crecientes necesidades residenciales y agrícolas de la región han amenazado al ecosistema de los humedales. En la actualidad se están llevando a cabo esfuerzos para restaurar el flujo de agua que es esencial para la preservación de este ecosistema único. Podrán encontrar información sobre la historia del ecosistema de Everglades y el Plan Completo de Restauración de Everglades en Internet: http://www.evergladesplan.org/.

Los humedales dominados por vegetación herbácea emergente reciben el nombre de **marismas**. Las marismas son esencialmente praderas húmedas, donde crecen juncos, pastos y eneas. Los humedales arbolados generalmente reciben el nombre de **pantanos** (Figura 25.10). Pueden ser pantanos de aguas profundas dominados por cipreses

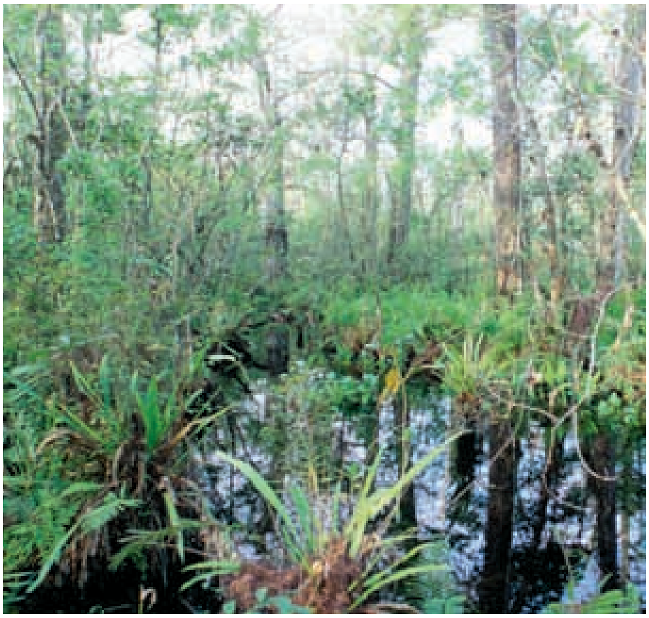


Figura 25.10 | Un pantano de aguas profundas en el Sur de los Estados Unidos.

(*Taxodium* spp.), tupelo (*Nyssa* spp), y roble de pantano (*Quercus* spp.); o pueden ser arbustos de pantano dominados por alisos (*Alnus* spp.) y sauces (*Salix* spp.). A lo largo de muchos ríos grandes hay grandes extensiones de **tierras bajas** o **bosques de riberas** (Figura 25.11), que están ocasional o estacionalmente inundadas por las aguas del río, pero que durante la mayor parte de la estación de crecimiento están secas.

Los humedales que retienen grandes cantidades de agua por acumulación de materia en descomposición parcial se llaman **turberas**. Las turberas que se alimentan del agua subterránea que se mueve a través del suelo mineral, desde donde obtienen la mayor parte de los nutrientes, y dominadas por juncos se llaman **turberas bajas**. Las turberas que dependen en gran parte de la precipitación para el suministro de agua y nutrientes y que están dominadas por *Sphagnum* reciben el nombre de **turberas solígeras**. Las turberas que se desarrollan en lugares altos donde la turba comprimida y en descomposición forma una barrera para el movimiento descendente del agua, lo cual deriva en un acumulo de una lámina de agua (zona de saturación sobre un horizonte impermeable) sobre suelo mineral, recibe el nombre de **turberas ácidas en manto** y **turberas altas** (Figura 25.12). Las turberas ácidas elevadas se conocen popularmente como **llanuras anegadas**. Dado que las turberas dependen de la precipitación para el ingreso de nutrientes, tienen una gran escasez de sales minerales y son de pH bajo. Las turberas también se producen cuando la cuenca de un lago se llena de sedimentos y materia orgánica que trae el agua entrante. Estos sedimentos desvían el agua alrededor de la cuenca del lago y elevan la superficie de la turbera por encima de la influencia de las aguas subterráneas. Otras turberas se forman cuando la cuenca de un lago se llena desde un río en vez de desde aguas subterráneas, y crea una maraña de turba flotante sobre aguas abiertas. Estas turberas generalmente se conocen como **tremedales** (Figura 25.13).

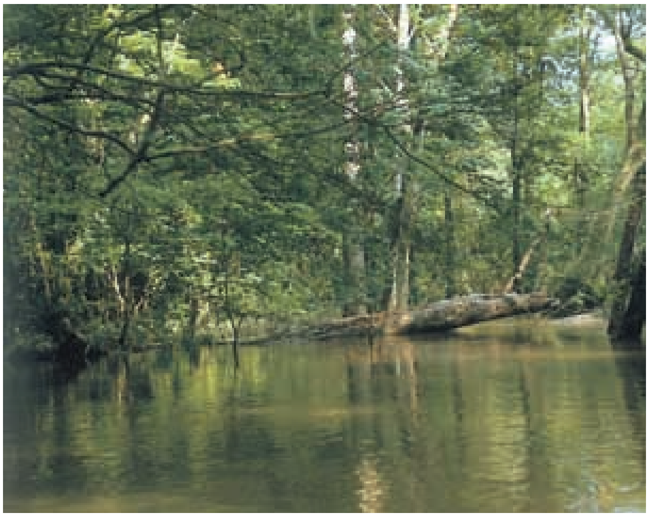


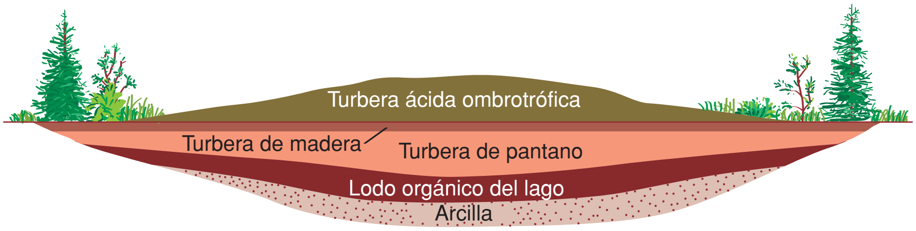
Figura 25.11 | Un bosque de ribera en Alabama.

25.7 | La hidrología determina la estructura de los humedales de agua dulce

La estructura de un humedal está influenciada por los fenómenos que lo producen: su hidrología. La hidrología tiene dos componentes. Uno es el aspecto físico del agua y su movimiento: la precipitación, la superficie y el flujo de la superficie, la dirección y la energía cinética del agua y la composición química de ésta. El otro es el **hidroperíodo**, que incluye la duración, la frecuencia, la profundidad y la estación de inundación. La duración del hidroperíodo varía según el tipo de humedal. Los humedales de cuenca tienen un hidroperíodo más extenso. Generalmente, se inundan durante los períodos de lluvias grandes y disminuyen en períodos de sequía. Ambos fenómenos parecen ser esenciales para la existencia de humedales de larga duración. Los humedales fluviales tienen un período de inundaciones corto asociado al flujo de arroyos o ríos que bajan de las montañas. El hidroperíodo de los humedales periféricos, influenciado por las olas del lago y los vientos, puede ser corto y regular, y puede no sufrir oscilaciones estacionales típicas de las marismas de cuenca.

El hidroperíodo influye en la composición de las plantas, dado que afecta a la germinación, la supervivencia y la

Figura 25.12 | Una turbera elevada se produce cuando la acumulación de turba se eleva por encima del paisaje circundante.


Turbera ácida ombrotrófica
Turbera de madera
Turbera de pantano
Lodo orgánico del lago
Arcilla

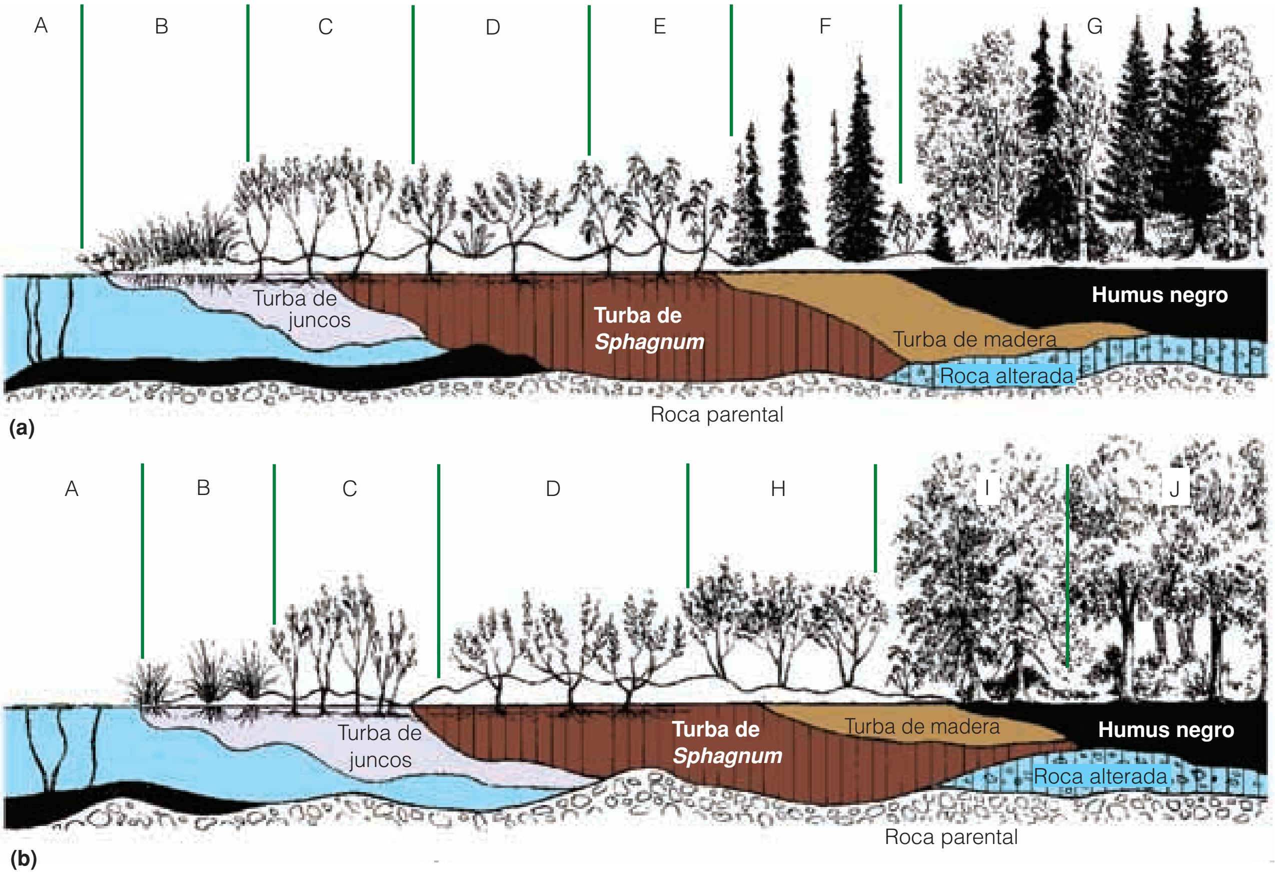

A
B
C
D
E
F
G
Turba de juncos
Turba de *Sphagnum*
Humus negro
Turba de madera
Roca alterada
Roca parental
(a)
A
B
C
D
H
I
J
Turba de juncos
Turba de *Sphagnum*
Turba de madera
Humus negro
Roca alterada
Roca parental
(b)

Figura 25.13 | **(a)** Transección a través de un tremedal, en la que se muestra zonas de vegetación, montículos de *Sphagnum*, depósitos de turba y mantos flotantes. A, nenúfar en agua abierta; B, trébol de agua *(Menyanthes tri-foliata)* y juncos; C, miricaceas *(Myrica gale);* D, helechos *(Chamaedaphne calyculata);* E, té de labrador *(Ledum groenlandicum);* F, picea negra; G, bosque de abetos, abedules negros bálsamo de píceas. **(b)** Una secuencia de vegetación alternativa. H, alisos; I, álamo temblón americano, arce rojo; J, bosques mixtos de caducifolios.

mortalidad en varias etapas del ciclo de vida de las plantas. El efecto del hidroperíodo es más marcado en los humedales de cuenca, especialmente en aquellos de las regiones de praderas de América del Norte. En las cuencas lo suficientemente profundas (llamadas ollas o cubetas en las regiones de praderas) como para tener agua durante los períodos de sequía, las plantas dominantes serán las que se sumergen. Si los humedales se secan anualmente o durante un período de sequía, las especies emergentes altas o de media-na altura, como la enea, dominarán la marisma. Si la olla es poco profunda y se inunda por poco tiempo en la primavera, entonces los pastos, los juncos y la maleza formarán una comunidad de prados húmedos.

Si la cuenca es lo suficientemente profunda en el centro, y lo suficientemente grande, entonces las zonas de vegetación se pueden desarrollar, desde plantas sumergidas a plantas emergentes de aguas profundas, como la enea y el junco, emergentes de aguas bajas, y especies de suelo húmedo, como los juncos de espiga. La zonación refleja la respuesta de las plantas al hidroperíodo. Aquellas áreas de humedales sujetos a un largo hidroperíodo albergarán plantas sumergidas y emergentes de aguas profundas; aquellos con un hidroperíodo corto y con agua poco profunda estarán ocupados por plantas emergentes de agua poco profunda y por plantas de suelos húmedos.

Los períodos de sequía y humedad pueden provocar ciclos de vegetación relacionados con cambios en los niveles del agua. Los períodos de precipitaciones superiores a las normales pueden elevar el nivel del agua y sumergir las plantas emergentes para crear una marisma lacustre dominada por plantas sumergidas. Durante una sequía, el fondo de la marisma queda expuesto por la marea baja, lo que estimula la germinación de las semillas de las plantas emergentes y de las anuales típicas de las marismas. Cuando el nivel del agua aumenta de nuevo, las especies de marismas se hunden, y las emergentes sobreviven y se diseminan vegetativamente.

Lo que distingue a las turberas de los demás tipos de humedales de agua dulce es la acumulación de turba que se debe a que la tasa de producción orgánica excede la tasa de descomposición. En las regiones del Norte, el *Sphagnum*, que retiene agua y forma ácidos, añade un nuevo crecimiento sobre los restos acumulados de generaciones pasadas de musgo, y su habilidad, similar a la de una esponja de contener agua, aumenta la retención de agua del lugar. A medida que el manto de turba se hace más grueso, la capa de musgo saturada de agua y la vegetación relacionada se eleva y se aísla del suelo mineral. El manto de turba se convierte en su propia reserva de agua y crea una lámina de agua suspendida.

Las turberas generalmente se forman en condiciones oligotróficas y distróficas (véase el Apartado 24.4). Aunque, por lo general están relacionadas con las regiones boreales del hemisferio Norte, donde son más abundantes, las turberas también se encuentran en las regiones tropicales y subtropicales. Se desarrollan en las regiones de montaña y costeras donde las condiciones hidrológicas fomentan la acumulación de materia orgánica parcialmente deteriorada. Algunos ejemplos en las regiones costeras son los Everglades en Florida y las *pocosins* de las llanuras del Sudeste de los Estados Unidos.

25.8 | En los humedales de agua dulce se desarrolla una rica diversidad de vida

Biológicamente, los humedales de agua dulce están entre los ecosistemas más ricos e interesantes. En ellos vive una variada comunidad de invertebrados bentónicos, limnéticos y litorales, en concreto, crustáceos e insectos. Estos invertebrados, junto con los peces pequeños, ofrecen una base alimenticia para las aves acuáticas como las garzas, las gaviotas y otras aves, y suministran los nutrientes ricos en grasas que los patos necesitan para la producción de huevos y el crecimiento de las especies jóvenes. Los anfibios y reptiles, en particular las ranas, los sapos y las tortugas habitan en zonas de crecimiento de vegetación emergente, de lodos, y en zonas de aguas libres de las marismas y los pantanos. Los herbívoros son un grupo destacado de la vida animal. El herbívoro dominante de los pantanos de pradera es la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*). Las ratas almizcleras son la presa principal del visón (*Mustela vison*), el carnívoro dominante de las marismas. Entre los depredadores también se incluyen el mapache, el zorro, la comadreja y el zorrillo, que pueden reducir gravemente el éxito reproductivo de las aves acuáticas en las marismas pequeñas.

Resumen

Zona intermareal (25.1)

Hay orillas arenosas y costas rocosas donde el mar se junta con la tierra. Las líneas de avance de las olas marcan el nivel más lejano de la marea en las orillas arenosas. En las costas rocosas, una zona de crecimiento de algas negras marca la línea de marea.

Costas rocosas (25.2)

La característica más sorprendente de la costa rocosa (zonación de vida) es consecuencia de estar alternativamente expuestas y sumergidas por las mareas. La zona negra marca el borde supralitoral, cuya parte superior se inunda una vez cada dos semanas por las mareas vivas. Sumergida diariamente por las mareas se encuentra la zona litoral, caracterizada por los percebes, los caracoles, los mejillones y algas fucoideas. Descubierta sólo cuando con las mareas vivas, se encuentra la zona infralitoral, que está dominada por grandes algas laminarias pardas, por musgo irlandés y estrellas de mar. La distribución y variedad de la vida en las costas arenosas también están influenciadas por la acción de las olas, la competencia herbívora y la depredación. Dejadas atrás por las mareas descendentes se encuentran las charcas de marea, hábitats particulares sujetos a un período de 24 horas de cambios amplios de temperatura y salinidad y habitados por diferentes organismos, según la cantidad de plantas emergentes y exposición.

Playas arenosas (25.3)

Las playas arenosas son el resultado del desgaste de la roca. Expuestas a la acción de las olas, están sujetas a la deposición y desgaste del sustrato arenoso. Las costas arenosas y lodosas parecen no poseer vida al bajar la marea pero más allá de la arena y el lodo, las condiciones para la vida son mejores que en las costas rocosas. La zonación de la vida está oculta debajo de la superficie. La base de la energía de las costas arenosas y lodosas es la materia orgánica arrastrada por las mareas y que se encuentra disponible por la descomposición de las bacterias. Los consumidores básicos son las bacterias que, a su vez son una fuente mayor de alimento tanto para los organismos que se alimentan por sedimentación como por filtración.

Marismas saladas (25.4)

La interacción de la salinidad, el flujo de las mareas y la altura producen una zonación particular de la vegetación en las marismas. La cordelera de las marismas domina los pantanos inundados por las mareas diarias. En las microaltitudes superiores, inundadas solamente por mareas vivas y sujetas a una alta salinidad podemos encontrar heno de las marismas y espigas. Los animales de las marismas se adaptan a los ritmos de las mareas. Los animales detritívoros como los cangrejos violinistas y sus predadores son activos al bajar la marea; los filtradores como los mejillones estriados son activos durante la marea alta.

Bosques de manglares (25.5)

En las regiones tropicales, los bosques de manglares reemplazan a las marismas y cubren hasta un 70 por ciento de las líneas costeras. Adaptados únicamente a un ambiente mareal, muchas especies de árboles mangles poseen raíces secundarias que llevan el oxígeno a las raíces, y semillas que se convierten en plántulas en el árbol y caen en el agua para echar raíces en el lodo. Los manglares albergan una mezcla de vida marina y terrestre. El agua conservada en las raíces apuntaladas ofrece un área de protección para las larvas y la cría de los cangrejos, los camarones y los peces.

Humedales de agua dulce (25.6)

Los humedales pueden ser definidos como el lugar que alberga una comunidad de plantas hidrófitas que ocupan un gradiente de la humedad del suelo que pasa de estar permanentemente inundado a estar periódicamente saturado durante la estación de crecimiento. Las plantas hidrófitas se adaptan al crecimiento en el agua o en el suelo que, a veces, carece de oxígeno. Los humedales en los que predominan las hierbas y los hidrófitos herbáceos son las marismas. Aquellos en los que predomina la vegetación boscosa son humedales boscosos (bosques de ribera) o pantanos de arbustos. Los humedales que se caracterizan por la acumulación de turba son turberas. Las turberas que se alimentan de agua a través del suelo mineral y en las que predominan los juncos son turberas bajas; aquellas en las que predomina el *Sphagnum* y dependen principalmente de las precipitaciones para mantener su humedad y obtener nutrientes son turberas ácidas. Las turberas ácidas se caracterizan por un drenaje obstruido, la acumulación de turba y baja productividad.

Estructuras hidrológicas de los humedales (25.7)

La estructura y función de los humedales está fuertemente influenciada por su biología: tanto los movimientos físicos del agua como su hidroperíodo. El hidroperíodo es la profundidad, la frecuencia y la duración de las inundaciones. La influencia del hidroperíodo en la vegetación es bastante evidente en las cuencas de los humedales que muestran zonación desde vegetación sumergida en aguas profundas hasta emergentes de áreas húmedas.

Variedad de vida en los humedales (25.8)

En los humedales es posible encontrar una vida silvestre muy variada. Los humedales de agua dulce constituyen los hábitats esenciales para las ranas, los sapos, las tortugas y muchos invertebrados. Las aves acuáticas en época de reproducción, migración o hibernación dependen de estos hábitats fundamentales.

Preguntas de estudio

1. Describe tres grandes zonas de costas rocosas.
2. ¿A qué estrés ambiental están expuestos los organismos que habitan en las zonas intermareales rocosas?
3. ¿En qué se diferencia la vida en las costas arenosas a la vida en las zonas intermareales rocosas? ¿En qué se asemejan?
4. ¿Qué influye sobre las características estructurales más importantes (zonación) de una marisma?
5. Compara las marismas con los bosques de manglares.
6. ¿Qué es un humedal de agua dulce?
7. ¿Cuáles son los tres tipos más importantes de humedales según su hidrología (flujo de agua)?
8. ¿Qué es un hidroperíodo y cómo se relaciona con la estructura de los humedales?
9. Menciona los tres tipos de humedales según la vegetación.

Bibliografía adicional

Bertness, M. D. 1999. *The ecology of Atlantic shorelines*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Una introducción bien escrita e ilustrada de la ecología costera.

Lugo, A. E. 1990. *The forested wetlands*. Amsterdam: Elsevier.

Excelente resumen y debate sobre la estructura y función de estos ecosistemas de humedales de agua dulce.

Lugo, A. E., and S. C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:39-64.

Este informe es una excelente introducción de los ecosistemas de los manglares.

Mathieson, A. C., and P. H. Nienhuis, eds. 1991. *Intertidal and littoral ecosystems.* Ecosystems of the world 24. Amsterdam: Elsevier.

Una encuesta detallada y amplia sobre las zonas intermareales y litorales del mundo.

Mitsch, W. J., and J. C. Gosslink. 1993. *Wetlands,* 2nd ed. New York: Van Nostrand Reinhold.

Un texto pionero y una gran referencia sobre la ecología de los ecosistemas de los humedales.

Moore, P. G., and R. Seed, eds. 1986. *The ecology of rocky shores.* New York: Columbia Univ. Press.

Informe exhaustivo, mundial de la zona intermareal rocosa.

Niering, W. A., and B. Littlehales. 1991. *Wetlands of North America*. Charlottesville, VA: Thomasson-Grant.

Una encuesta excepcionalmente ilustrada de los humedales de América del Norte, de agua dulce y salada.

Van der Valk, A., ed. 1989. *Northern prairie wetlands*. Ames, IA: Iowa State University Press.

Estudios detallados de este ecosistema de humedales únicos que está desapareciendo rápidamente.

Capítulo 26 | Patrones a gran escala de diversidad biológica

26.1 La diversidad biológica de la Tierra se ha modificado a lo largo del tiempo geológico
26.2 Las extinciones del pasado se aglutinaron en el tiempo
26.3 Los patrones regionales y globales de diversidad de especies varían geográficamente
26.4 La riqueza de especies en los ecosistemas terrestres se relaciona con el clima y la producción
26.5 En los ambientes marinos existe una relación inversa entre la producción y la diversidad
26.6 La diversidad de especies varía en función de procesos que operan a varias escalas

Los ecosistemas de la Tierra mantienen una increíble diversidad de especies. De hecho, si bien los científicos han identificado y nombrado aproximadamente 1,4 millones de especies (Figura 26.1), la tarea aún no está completa. Continuamente, se descubren nuevas especies y la cuantificación de la cantidad real de especies que habitan la Tierra es un ejercicio sin fin (Figura 26.2). Algunos científicos, como el biólogo E.O. Wilson, creen que el número real de especies podría rondar los 10 millones.

Sea la cantidad real de especies 1,4 o 10 millones, la diversidad del planeta no es fija. A lo largo del tiempo evolutivo se desarrollan nuevas especies mientras que las existentes desaparecen, es decir, se extinguen (véase el Capítulo 28). La diversidad del planeta es una historia de permanentes cambios.

Asimismo, la diversidad biológica tampoco es la misma en todas las regiones sobre la faz de la Tierra. Existen diferentes patrones geográficos de diversidad que se vinculan a las condiciones ambientales y la capacidad de los ambientes locales de mantener una comunidad diversa. En el presente capítulo, se examinarán estos patrones regionales y globales de diversidad biológica de la Tierra, tanto en tiempo como en espacio.

26.1 | La diversidad biológica de la Tierra se ha modificado a lo largo del tiempo geológico

En los Capítulos 18 y 19, se exploró la dinámica temporal de la diversidad de especies en una escala de tiempo sucesiva. No obstante, en esos ejemplos los patrones locales de diversidad reflejan cambios en la distribución local y la abundancia de especies en el tiempo. A lo largo del tiempo geológico, de todos modos, se han producido notables modificaciones evolutivas a largo plazo en los patrones de diversidad global.

En los últimos 600 millones de años, la cantidad de diferentes tipos de organismos ha aumentado. En la mayoría de los grupos de organismos para los cuales existen datos del registro fósil, el número de especies aumentó casi de forma permanente desde que el primer grupo taxonómico apareció en dicho registro. La Figura 26.3 representa la riqueza estimada de especies de invertebrados fosilizados en el tiempo geológico. La riqueza de especies de este grupo taxonómico ha aumentado en los últimos 600 millones de años con leves caídas hacia finales de los períodos devónico y pérmico.

La evolución de la diversidad en las plantas vasculares terrestres presenta un patrón particularmente interesante (Figura 26.4). A partir de la aparición de estas plantas hace más de 400 millones de años, la cantidad de especies ha aumentado casi de forma permanente, aunque los grupos que predominan en la flora terrestre se han modificado de manera notable en el tiempo. Las primeras plantas vascula-

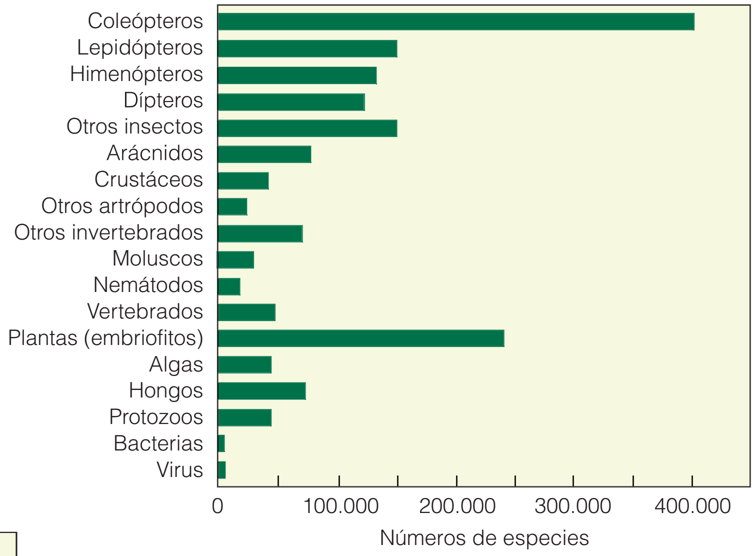


Figura 26.1 | Número de especies vivas de todos los tipos de organismos conocidos en la actualidad. Las especies se clasifican según los principales grupos taxonómicos. Los insectos y las plantas dominan la diversidad de los organismos vivos. (Adaptado de Wilson 1999.)

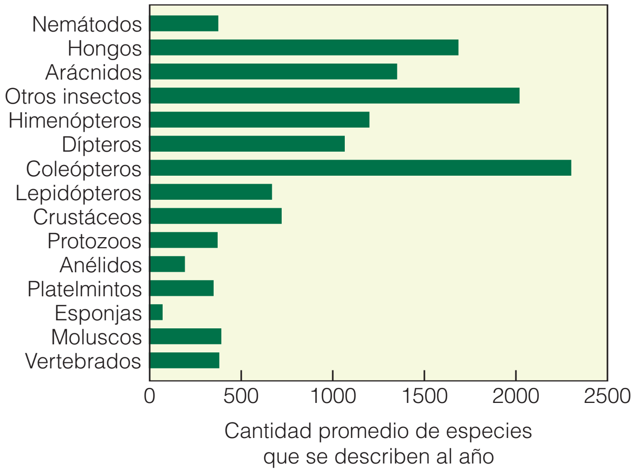


Figura 26.2 | Se descubren una enorme cantidad de especies nuevas (antes desconocidas) cada año. Cabe destacar que la mayoría de estas especies pertenecen a grupos taxonómicos que son relativamente pequeños en tamaño.

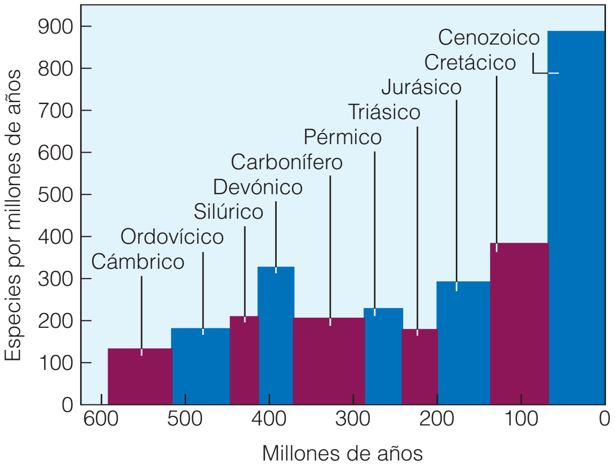


Figura 26.3 | Riqueza estimada de especies de invertebrados fosilizados en el tiempo geológico.

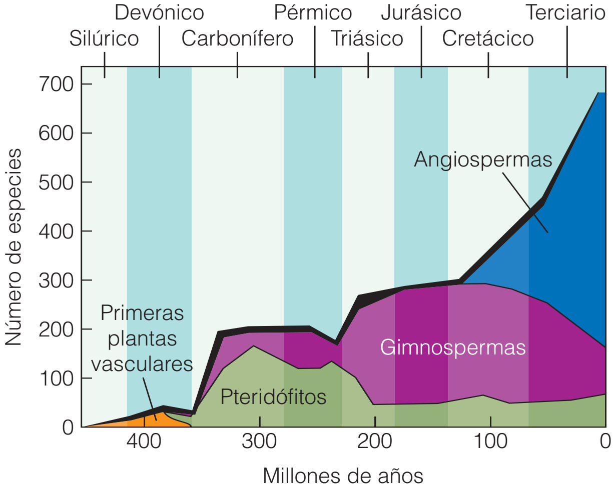


Figura 26.4 | Patrón de expansión y reducción de los principales grupos de plantas terrestres en 400 millones de años de evolución vegetal. (Adaptado de Niklas et al. 1983.)

res, la psilópsida sin raíz ni hoja, se habían extinguido hacia finales del período devónico y fueron reemplazadas por los pteridópfitos (helechos), que se desarrollaron durante el período carbonífero. Este grupo luego disminuyó en abundancia a principios del triásico. El declive de este grupo de plantas coincidió con la diversificación de las gimnospermas (que incluye ginkgos, cícadas, coníferas), que a su vez se redujeron en abundancia y diversidad en los últimos 100 millones de años a medida que se diversificaron las angiospermas (plantas con flor).

26.2 | Las extinciones del pasado se aglutinaron en el tiempo

Si bien la historia de la diversidad biológica de la Tierra es por lo general un relato del aumento de la riqueza de especies, han existido períodos de declive. El patrón general de la creciente diversidad en el tiempo geológico se ve acompañado de extinciones, que no se distribuyeron de forma uniforme en la historia de la Tierra (Figura 26.5). La mayoría de las extinciones se aglutinan en períodos breves desde el punto de vista geológico. Se produjo una extinción masiva a finales del período pérmico, hace 225 millones de años, en la que desapareció el 90 por ciento de los invertebrados marinos de aguas poco profundas. Otra ocurrió a finales del período cretácico, entre 65 y 125 millones de años atrás, en la cual se extinguieron los dinosaurios. Se cree que lo que ocasionó esa extinción fue un asteroide que impactó contra la Tierra, interrumpiendo la circulación de los océanos, alterando el clima y dando lugar a la actividad volcánica y a la elevación montañosa.

Una de las grandes extinciones de la vida mamífera se produjo en el pleistoceno, cuando especies como el mamut, el ciervo gigante, el mastodonte, el perezoso gigante y el tigre de dientes de sable desaparecieron de la Tierra. Algunos científicos afirman que los cambios climáticos, a medida que las capas de hielo avanzaban y retrocedían, ocasionaron las extinciones. Otros argumentan que los cazadores del pleistoceno mataron a los mamíferos grandes de forma indiscriminada, en particular en Norteamérica, a medida que las poblaciones humanas se expandieron por el Norte y Sur de América hace 11.550 y 10.000 años. Es posible que los herbívoros de gran tamaño no pudieran soportar la presión depredadora combinada de los humanos y otros carnívoros grandes. La mayoría de las extinciones actuales han ocurrido desde 1600 d.C., de las que los humanos ocasionan más del 75 por ciento, principalmente a través de la destrucción de hábitats, la introducción de depredadores y parásitos y la explotación de la caza y la pesca (véase el Capítulo 28).

26.3 | Los patrones regionales y globales de diversidad de especies varían geográficamente

Las 1,4 millones de especies que se han identificado no se distribuyen de igual forma en la superficie de la Tierra.

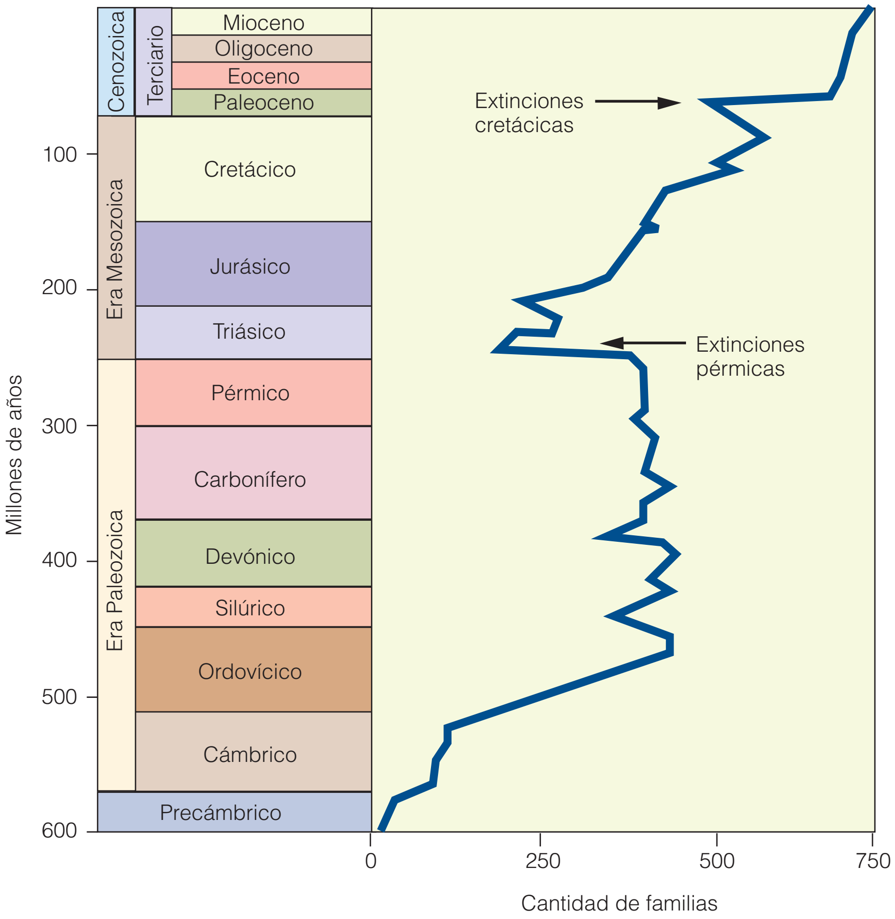


Figura 26.5 | La escala de tiempo geológica y las extinciones masivas en la historia de la vida. El registro fósil presenta el perfil de las extinciones masivas en los tiempos geológicos. La extinción masiva más reciente se produjo en el cretácico, que eliminó a más de la mitad de las especies, incluyendo los dinosaurios. La extinción masiva que ocurrió hacia finales de la era pérmica ocasionó la pérdida del 96 por ciento de las especies marinas y probablemente el 50 por ciento de las especies de la Tierra.

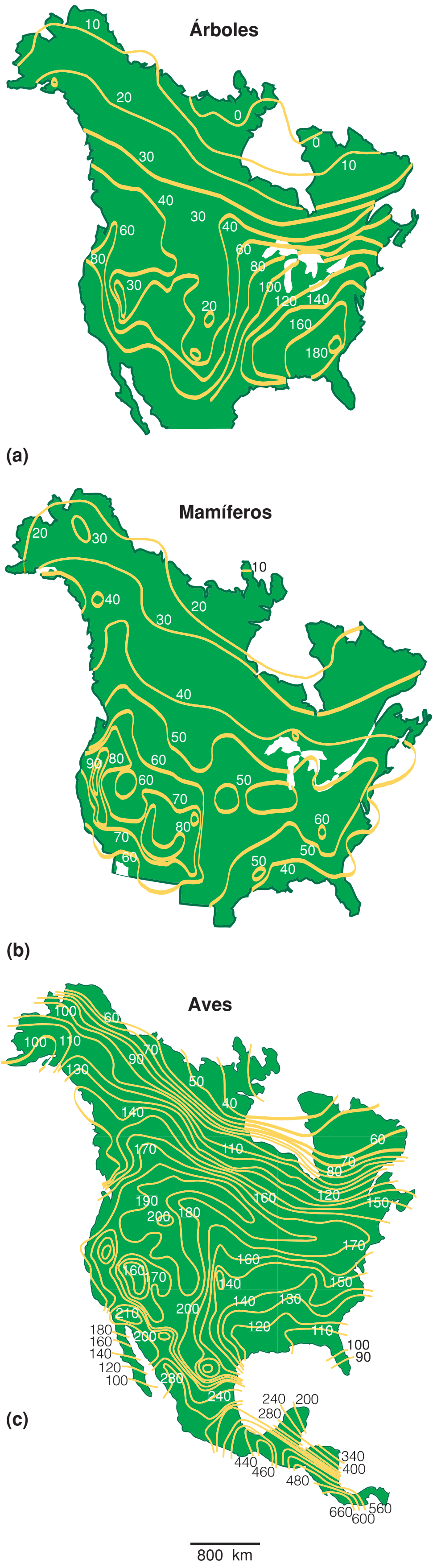


Figura 26.6 | Variación geográfica de la distribución de **(a)** árboles, **(b)** mamíferos y **(c)** aves en Norteamérica. Las líneas conectan puntos con casi la misma cantidad de especies. (Adaptado de Currie 1991.)

Existen diferentes patrones geográficos de riqueza de especies (cantidad de especies). En términos generales, el número de especies terrestres disminuye a medida que uno se aleja del Ecuador hacia los polos. Los tres mapas de la Figura 26.6 ilustran los distintos patrones geográficos de riqueza de especies para los árboles, mamíferos y aves de Norteamérica. Cabe destacar la reducción global en la riqueza de especies cuando uno se traslada del Sur al Norte. Este patrón resulta aún más evidente si se hace una gráfica de la riqueza de especies en función de la latitud (Figura 26.7).

La disminución en la diversidad de especies a medida que uno se mueve hacia el Norte en el continente norteamericano forma parte del patrón global de diversidad (tanto terrestre como marino) que va en disminución desde el Ecuador hacia el Norte y Sur hasta los polos. Si bien los científicos, aunque no conocen los mecanismos concretos que subyacen al patrón geográfico de diversidad de especies, han postulado diversas hipótesis vinculadas con varios factores, incluyendo la edad de la comunidad, la heterogeneidad espacial del ambiente, la estabilidad del clima en el tiempo y la producción del ecosistema. De las diversas hipótesis propuestas para explicar los patrones globales de diversidad de especies, las que se interpretan con mayor facilidad son las que se vinculan de forma explícita con características ambientales como el clima y la disponibilidad de recursos esenciales, que, como se sabe, afectan directamente los procesos básicos de plantas y animales.

26.4 | La riqueza de especies en los ecosistemas terrestres se relaciona con el clima y la producción

D. J. Currie y V. Paquin, de la Universidad de Ottawa, Canadá, estudiaron la relación entre los patrones de riqueza de especies en especies arbóreas de Norteamérica y diversas variables que describían las diferencias regionales en el clima. Si bien la variación en la riqueza de especies se vinculaba con factores climáticos como mediciones integradas de temperatura anual, radiación solar y precipitación, se relacionaba más estrechamente con los cálculos de evapotranspiración real (ETR) (Figura 26.8).

Cabe recordar, de los análisis anteriores en los Capítulos 4 y 20, que la ETR consiste en el flujo de agua de la superficie terrestre a la atmósfera a través de la evaporación y la transpiración. Varía en función de la demanda atmosférica de agua ocasionada por la entrada de energía solar a la superficie y el suministro de agua de las precipitaciones. El

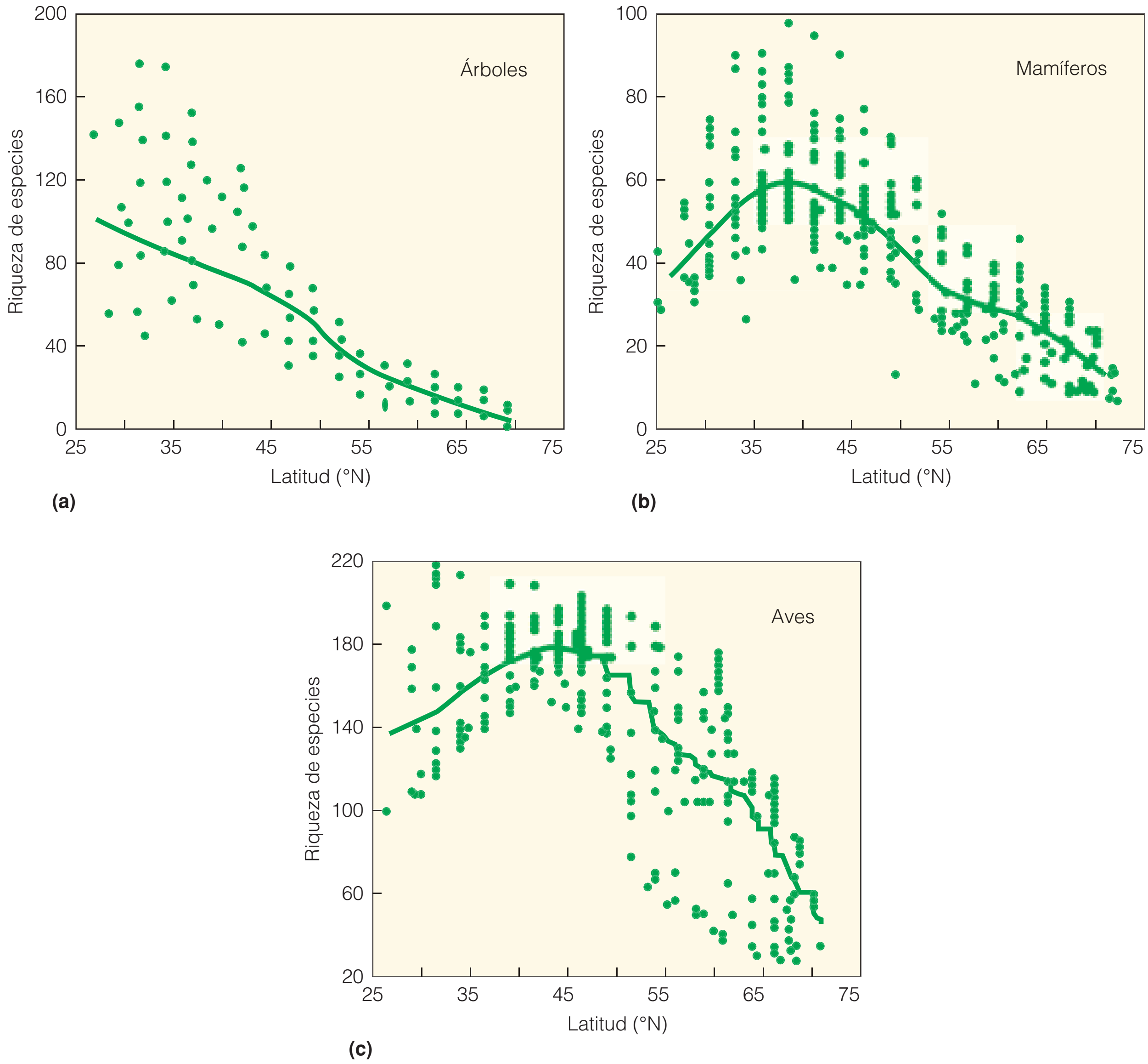


Figura 26.7 | Gradientes latitudinales de Norteamérica de riqueza de especies para **(a)** árboles, **(b)** mamíferos y **(c)** aves basados en unidades de muestreo de 2,5° x 2,5° de latitud/longitud. La riqueza de especies por unidad de muestreo se basa en los mapas de rango para cada especie en particular. (Adaptado de Currie 1991.)

patrón de una creciente riqueza de especies frente al aumento en la ETR puede compararse con la relación positiva entre la ETR y la producción primaria neta presentada con anterioridad (Figura 20.4), lo que indica un vínculo entre la diversidad vegetal y la producción primaria. En otras palabras, las condiciones ambientales favorables para la fotosíntesis y el crecimiento vegetal producen una mayor diversidad de plantas en el transcurso del tiempo evolutivo.

Asimismo, Currie comprobó una relación entre el clima y la riqueza de especies de vertebrados en Norteamérica. Descubrió un vínculo positivo entre la evapotranspiración potencial (ETP), índice integrador de la disponibilidad energética, y los patrones regionales de riqueza de especies para mamíferos y aves de toda Norteamérica (Figura 26.9). Si bien la asociación entre la ETP y la riqueza de especies vertebradas nos ofrece una interpretación mecanicista diferente de la latitud, la ETP está correlacionada con la temperatura, la radiación solar, la precipitación, la humedad y un conjunto de otros factores abióticos que varían con la latitud. Al igual que la evapotranspiración real, la ETP también se correlaciona con la producción vegetal. De hecho, Currie informó de una asociación positiva entre la diversidad de vertebrados y la de especies vegetales. Dada la relación entre la diversidad de plantas y la producción primaria neta, el vínculo entre la diversidad

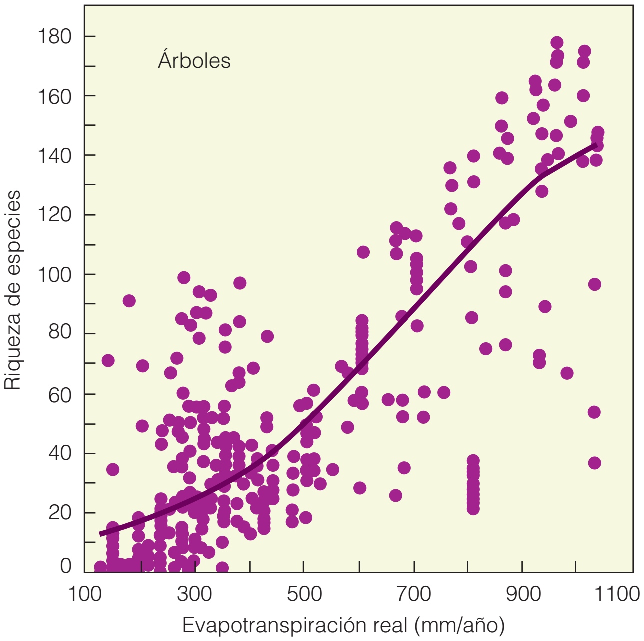


Figura 26.8 | **Relación entre la medida anual de la evapotranspiración real (ETR) y la riqueza de especies de árboles en Norteamérica.** (Adaptado de Currie y Paquin 1987.)

vegetal y animal puede relacionarse con el vínculo positivo entre la producción primaria y secundaria analizado en el Capítulo 20 (véase la Figura 20.16). Esto señala una relación entre la producción secundaria y la diversidad animal similar a la observada entre la producción primaria y la diversidad de plantas.

La diversidad animal se vincula con la diversidad vegetal debido a que la variedad en las especies vegetales proporciona una variedad de fuentes alimentarias potenciales así como un hábitat adecuado para los animales. La creciente diversidad estructural en las comunidades de plantas, medida en términos de diversidad de altura del follaje (véase la Figura 17.13), proporciona un amplio rango de microhábitats y recursos asociados y, en consecuencia, mantiene una mayor variedad de especies animales. Esta relación entre la heterogeneidad de hábitats y la diversidad de especies no se limita a los animales. La heterogeneidad ambiental también produce una mayor diversidad de especies vegetales. Por ejemplo, la topografía variada de las regiones montañosas por lo general mantiene una mayor cantidad de especies que un terreno consistente en llanuras. Del Este al Oeste de Norteamérica aumenta el número de especies arbóreas que albergan a aves terrestres y mamíferos (véase la Figura 26.6). Este aumento en la diversidad sobre un gradiente Este-Oeste se vincula con una mayor diversidad de ambientes en sentido horizontal y altitudinal.

Si bien las regiones montañosas mantienen más especies que las llanuras, en las primeras los científicos observaron un patrón de riqueza de especies en disminución frente al aumento en la altitud. Los patrones de riqueza de especies frente a una mayor elevación para especies de aves en Nueva Guinea, así como mamíferos y plantas vasculares en el Himalaya, se muestran en la Figura 26.10. Los mecanismos que subyacen la disminución en la riqueza de especies frente al aumento en la altitud se asemejan a los que intervienen en el cambio de latitud. Las variaciones en temperatura, ETP, ETR y estructura vegetal que se producen con una creciente elevación pueden compararse con los observados en el incremento de latitud. No obstante, la relación negativa entre la riqueza de especies y la elevación puede resultar confusa por el hecho de que las comunidades de grandes altitudes en general ocupan una superficie espacial menor que las que habitan tierras bajas en ecosistemas ubicados en latitudes equivalentes (véase el Capítulo 19). Estas comunidades de grandes altitudes también suelen estar aisladas de otras comunidades similares, lo que indica la importancia de la inmigra-

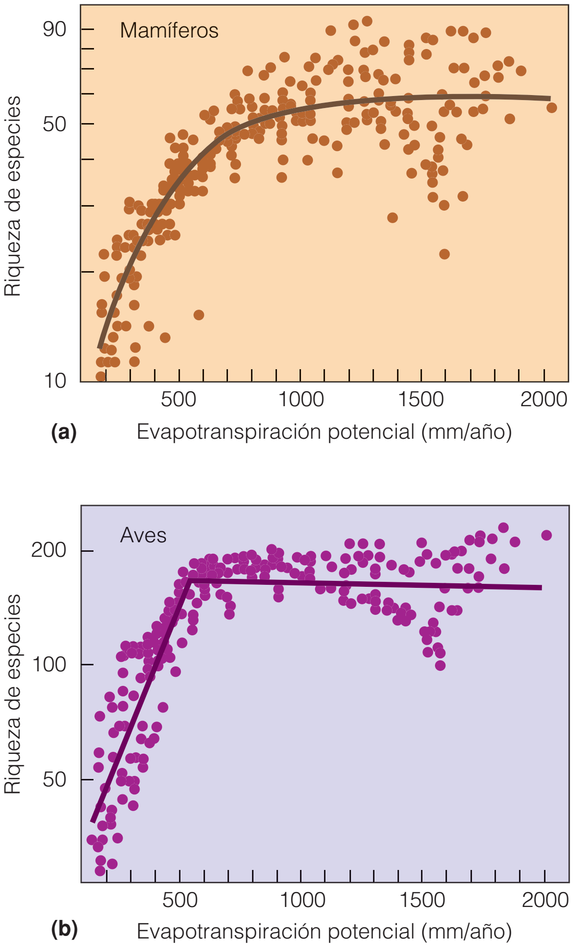


Figura 26.9 | **Relación entre el cálculo anual de la evapotranspiración potencial y la riqueza de especies de (a) mamíferos y (b) aves en Norteamérica.** (De Currie 1991.)

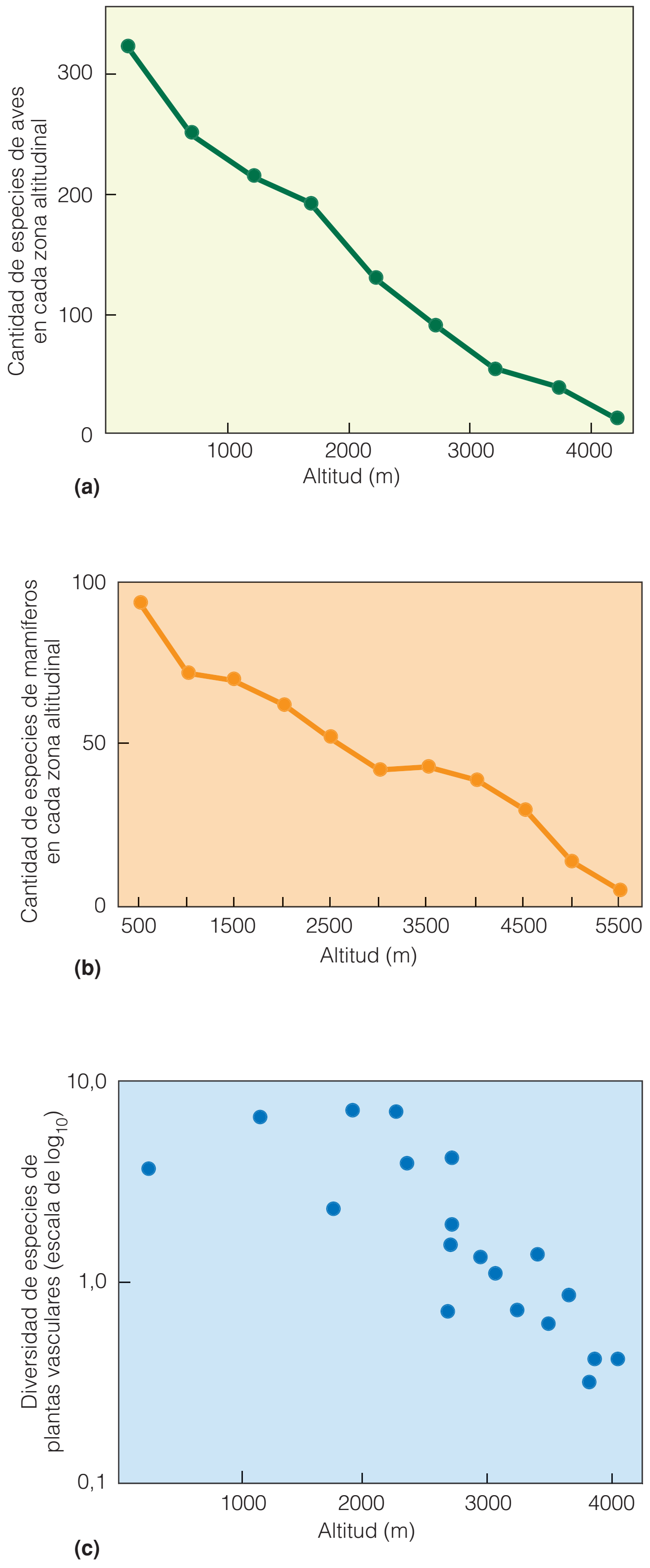


Figura 26.10 | Relación entre la riqueza de especies y la altitud para **(a)** especies de aves de Nueva Guinea (de Kikkawa y Williams 1971), **(b)** especies de mamíferos en el Himalaya (de Hunter y Yonzon 1992) y **(c)** plantas vasculares en el Himalaya. (Adaptado de Whittaker 1977.)

ción en permitir que las poblaciones persistan en el tiempo (véase los Capítulos 12 y 19).

26.5 | En los ambientes marinos existe una relación inversa entre la producción y la diversidad

Los gradientes latitudinales de riqueza de especies para los organismos marinos se asemejan a los observados para los organismos terrestres (Figura 26.11). Sin embargo, la relación entre los patrones de riqueza de especies y la pro-

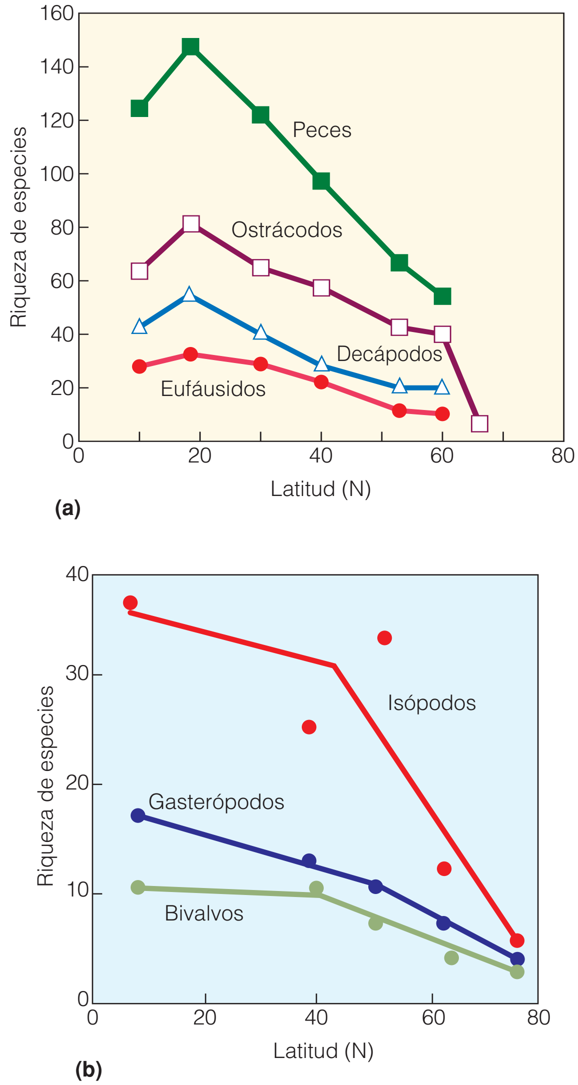


Figura 26.11 | Gradiente latitudinal de riqueza de especies: **(a)** cuatro grupos de organismos pelágicos capturados en seis estaciones sobre 20° O (longitud) en el Noreste del Océano Atlántico. Se reunieron muestras durante un período de 14 días (día y noche) de los 2.000 m superiores de la columna de agua vertical. (Adaptado de Angel 1991.) **(b)** Tres grupos de organismos bentónicos del Atlántico Norte. (Adaptado de Rex et al. 1993.)

Cuantificando la ecología 26.1 | *Cuantificando la biodiversidad: comparación de la riqueza de especies mediante curvas de rarificación*$^+$

x^2
Δz
$\sqrt{y}$

La riqueza de especies es la medida más simple de la diversidad comunitaria y regional, pero ¿de qué manera miden los ecólogos la riqueza de especies en determinadas zonas o regiones? Sin lugar a dudas resulta imposible ubicar e identificar cada uno de los organismos particulares que habitan una comunidad, por muy pequeña que sea, por lo que es necesario emplear algún tipo de muestreo (véase Cuantificando la ecología 9.1: Muestreo de una población).

Supongamos que el objetivo fuera cuantificar los patrones de riqueza de especies arbóreas en una region forestal. Un enfoque sencillo consistiría en definir, en primer lugar, el área para la cual se realizará el cálculo de riqueza de especies. Luego podrán identificarse diversas áreas de muestreo (parcelas) más pequeñas (véase el análisis de las técnicas de muestreo en Cuantificando la ecología 9.1: Muestreo de una población) y podrá realizarse un estudio en el interior de las áreas de muestreo (parcelas). El problema radica en que, para un grupo taxonómico tan variado como los árboles, si se tomaran una cantidad mayor de muestras, se registrarían más especies (véase el Apartado 19.3). Supongamos que a medida que se tomaron las muestras en el área delimitada se hicieron gráficas de la cantidad total de especies arbóreas diferentes que se encontraron en función de la cantidad de muestras recolectadas. Como resultado se obtendría una curva de acumulación similar a la mostrada en la Figura 1. Una curva de acumulación de especies indica la cantidad total de especies reveladas durante el estudio a medida que se agregaron más unidades de muestreo adicionales al conjunto de muestras observadas o reunidas anteriormente. La curva subirá con relativa rapidez al principio, cuando las especies más comunes (abundantes) se incluyan en las muestras, y luego se desacelerará a medida que se incluyan especies cada vez menos frecuentes en las muestras adicionales. En principio se alcanzará una asíntota y no se añadirán más especies. El punto a partir del cual la curva alcanza una asíntota define el tamaño óptimo de muestra, por encima del cual el muestreo adicional no brinda información nueva sobre la cantidad de especies del área.

Supongamos ahora que se desea comparar los resultados con otros estudios de riqueza de especies arbóreas que se han obtenido en otras investigaciones. Si se utilizó el mismo procedimiento de muestreo y se reunieron la misma cantidad de muestras, sería posible realizar una comparación estadística de forma directa. Sin embargo, éste no suele ser el caso. Las áreas que se comparan suelen diferir en tamaño o la cantidad de muestras tomadas en el estudio no suele ser la misma. Como se ilustra por medio de la curva de acumulación presentada en la Figura 1, el cálculo de la riqueza de especies variará con el tamaño muestral. A fin de comparar de forma fiable la riqueza de especies obtenida de diferentes estudios, se necesitará obtener los valores correspondientes al mismo tamaño muestral para cada uno de los estudios. Se han desarrollado diversas técnicas para seleccionar un subconjunto de muestras del estudio mayor con el fin de obtener un resultado que pueda compararse con el estudio menor. Una de ellas es la construcción de una curva de rarificación$^+$ a partir de las muestras empleadas para llevar a una gráfica la curva de acumulación.

La curva de rarificación$^+$ se produce al muestrear reiteradas veces el *pool* o conjunto total de muestras, definido como *N*, de forma aleatoria, haciendo gráficas de la cantidad promedio de especies representadas por las muestras 1, 2,...*N* (véase la Figura 1). Así, la rarificación$^+$ genera la cantidad esperada de especies en un conjunto pequeño de muestras *n* tomadas aleatoriamente del *pool* total mayor de muestras *N*.

De hecho, la manera en que se construye una curva de rarificación$^+$ se opone a la de la curva de acumulación correspondiente. Estas últimas, en efecto, se desplazan de izquierda a derecha, a medida que se extienden por los

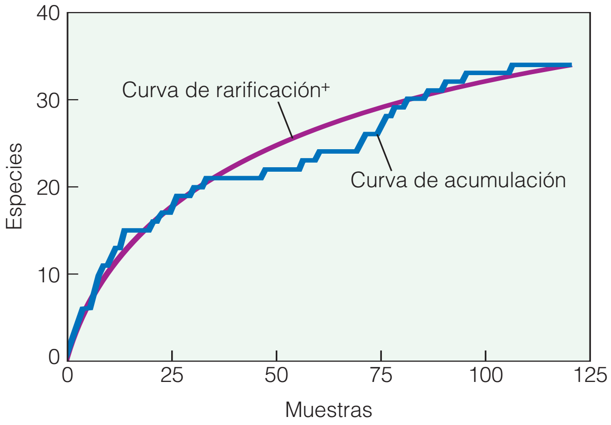


Figura 1 | Ejemplos de curvas de acumulación y rarificación$^+$ representadas a partir de un estudio de 125 muestras. El tamaño muestral se representa en el eje *x*, mientras que el eje *y* indica el número correspondiente de especies encontradas (riqueza de especies).

Tabla 1 | **Especies arbóreas estudiadas en veinte parcelas de muestreo de 20 × 20**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
cf	tu	nf	tu	cz	sv	tu	ha	cf	an	ca	cz	ha	na	tu	rc	rc	ca	tu	tu
ar	cf	sv	cf	nf	ar	nf	cf	cn	ar	cn	tu	an	cf	na	cf	ar	bw	cf	ar
rr	sv	ar	sv	sv	pv	sv	cc	ar	aa	ar	cf	cf	rp	cf	ar	sa	cf	nf	rr
tv	ar	tv	ar	re	rb	ar	ar	aa	pl	aa	rb	tv	ar	rr	sa	ph	aa	cc	tv
rb	pv	rb	rb	pv		ph	rr	tv	rb	pl			rb	re	pv	pv	tv	tv	rb
	rb					re	tv							pv			rb	rb	
						tv													
						pv													

Código de especies: cf, cornejo florido (*Corpus florida*); ar, arce rojo (*Acer rubrum*); rr, roble rojo del Sur (*Quercus falcata*); rb, roble blanco (*Q. alba*); re, roble escarlata (*Q. coccinea*); rc, roble castaño (*Q. prinus*); rp, roble para postes (*Q. stellata*); tv, tulípero de Virginia (*Liriodendron tulipifera*); tu, tupelo (*Nyssa sylvatica*); sv, sabina de Virginia (*Juniperus virginiana*); pv, pino de Virginia (*Pinus virginiana*); ph, pino de hoja pequeña (*P. echinata*); nf, nogal de nuez falsa (*Carya tomentosa*); na, nogal amargo (*C. cordiformis*); ha, haya americana (*Fagus grandifolia*); cc, ciclamor del Canadá (*Cercis canadensis*); aa, árbol del ámbar (*Liquidambar styraciflua*); pl, plátano (*Platanus occidentalis*); an, abedul negro (*Betula nigra*); ca, carpe (*Carpinus caroliniana*); cn, carpe negro (*Ostya virginianas*); cz, cerezo negro (*Prunus serotia*); sa, sasafrás (*Sassafras albidium*).

muestreos adicionales. Por el contrario, las curvas de rarificación$^+$ se trasladan de derecha a izquierda, cuando el conjunto entero de datos se «rarifica» cada vez más. Debido a que cada muestra que forma la curva de acumulación correspondiente se incluirá con igual probabilidad en el valor de riqueza media para cualquier nivel de muestreo reiterado en la curva de rarificación$^+$, las curvas de acumulación correspondiente y rarificación$^+$ se relacionan estrechamente. La curva de rarificación$^+$ puede considerarse como la estimación estadística de la curva de acumulación correspondiente para diferentes reordenamientos de las muestras. En este sentido, al realizar curvas de rarificación$^+$ para ambos estudios, es posible comparar la riqueza de especies de cualquier tamaño muestral hasta el valor de N para el más limitado de ambos estudios.

La tabla presentada anteriormente representa un listado de especies arbóreas identificadas en cada uno de las veinte parcelas de muestreo de 20 × 20 reunidas como parte de un estudio forestal llevado a cabo en el centro de Virginia. Las muestras se presentan de izquierda a derecha en el orden en que se tomaron las muestras. ●

1. Con los datos proporcionados en la tabla anterior, represente una curva de acumulación para el sitio. El primer punto correspondería a la primera muestra. Indique el valor 1 para el tamaño muestral en el eje x y 5 como el número de especies arbóreas únicas estudiadas en la primera muestra en el eje y. El valor de la riqueza de especies arbóreas para el tamaño muestral 2 se calcula al combinar los listados de especies para las dos primeras muestras (columnas) y contar la cantidad de especies arbóreas únicas en esta muestra combinada 7 (7 especies, dado que ambas muestras cuentan con 4 especies en común). Continúe con este proceso hasta que se incluyan todas las muestras ($N = 20$).
2. ¿De qué manera utilizaría los datos suministrados en la tabla anterior para calcular una curva de rarificación$^+$ en el estudio?
3. Al seleccionar cinco números aleatorios del 1 al 20 (puede emplear alguna tabla de números aleatorios que pueden encontrarse en cualquier libro de estadísticas o en internet), elija 5 de las 20 muestras de la tabla anterior y calcule la riqueza de especies de la muestra combinada. Repita el procedimiento tres veces y tome la media resultante (de los tres) como valor de la riqueza de especies para un tamaño muestral de 5. ¿Cómo se compara este valor con el de la curva de acumulación?

ducción no resulta tan directa como las observadas en los ambientes terrestres. De hecho, el gradiente latitudinal general de producción en los océanos es inverso al señalado en la tierra (véase la Figura 20.10 y 24.21). Con la excepción de áreas específicas de afloramiento (véase la Figura 24.20), la producción primaria de los océanos se incrementa del Ecuador a los polos. Este vínculo indica una asociación inversa entre la producción y la diversidad: lo contrario a lo observado para los ambientes terrestres.

Las pruebas circunstanciales destacan la importancia de la estacionalidad, en lugar de la producción anual total, como un factor que afecta los patrones locales de diversidad para las especies pelágicas y bentónicas. Las observaciones muestran que, a medida que aumentan las fluctuaciones estacionales en la temperatura la producción primaria aumenta (véase la Figura 24.21), la riqueza de especies disminuye y se incrementa la dominancia de especies. Cabe recordar del Capítulo 21 que la producción primaria en el océano se ve afectada por la dinámica estacional de la termoclina y el transporte vertical de nutrientes de las profundidades a las aguas superficiales (véase la Figura 21.19). En las latitudes del Norte, la formación y desintegración estacional de la termoclina hacen que la producción de las aguas superficiales varíen de muy alto (primavera y verano) a muy bajo (invierno) (véase la Figura 24.21). Por el contrario, la presencia permanente de una termoclina en las aguas oceánicas tropicales produce un patrón reducido pero constante de producción primaria a lo largo del año. La variación estacional en la temperatura de las aguas superficiales aumenta la producción primaria, mientras que la ausencia de variaciones estacionales mantiene una elevada diversidad de vida.

Los científicos han postulado la hipótesis de que la historia geológica ha sido un factor fundamental que afecta los patrones latitudinales de riqueza de especies en los océanos. Algunos sugieren que la glaciación del período cuaternario es responsable de la reducida diversidad observada en latitudes más elevadas (véase el Apartado 18.9). Durante este período, el hielo marítimo cubría el Mar de Noruega y las zonas del Norte del Atlántico. En consecuencia, la disminución hacia los polos de la diversidad regional representa, en cierto sentido, una recuperación de los efectos de la glaciación. La lenta expansión en dirección Norte de plantas y animales indica que la recuperación aún no ha finalizado.

26.6 | La diversidad de especies varía en función de procesos que operan a varias escalas

El estudio de la diversidad de especies, incluso en la amplia escala geográfica en la que se ha enfocado el presente capítulo, resulta complejo por una serie de factores que se relacionan directamente con los temas presentados en capítulos anteriores. Por ejemplo, en el Capítulo 16 se analizó la diversidad de especies de comunidades individuales. Los ecólogos definen la diversidad de especies a esta escala espacial como **diversidad local (alfa)**. La cuantificación de los patrones locales de diversidad se ve obstaculizada por la tarea, por lo general difícil, de definir los límites de la comunidad. Además, la relación entre la diversidad de especies y la superficie, estudiada en el Capítulo 19, dificulta la comparación de patrones de diversidad de especies entre comunidades y ecosistemas de diferentes tamaños, como ecosistemas lagunares de distintos tamaños (véase Cuantificando la ecología: Cuantificando la biodiversidad: Comparación de la riqueza de especies mediante curvas de rarificación^{+}). Los patrones locales de diversidad de plantas y animales también se modifican en el tiempo durante la sucesión (véanse las Figuras 18.12 y 18.16), lo que acentúa aún más la dificultad de comparar las comunidades.

La diversidad total de especies (o riqueza de especies) en todas las comunidades de determinada región geográfica se denomina **diversidad regional (gamma)**. La diversidad a esta escala se corresponde con los patrones descriptos en las Figuras 26.6 y 26.11. La comparación de estos patrones de diversidad de gran escala en una escala global o continental puede resultar confusa en el tiempo. Los patrones latitudinales de diversidad para las especies pelágicas ilustran este punto. Los datos presentados en la Figura 26.11 provienen del laboratorio del Instituto de Ciencias Oceanográficas de Deacon en Surrey, Inglaterra. Cuando se realizó el muestreo, el frente (frontera) principal entre las aguas centrales del Atlántico Norte y las del Atlántico Sur se encontraba en 18° N. Debido a que las dos principales regiones del Océano Atlántico difieren en sus características físicas, cada una de ellas mantiene una fauna propia, que se unen en esta zona fronteriza. Así, el pico de diversidad de especies observado para los cuatro grupos de organismos en 18° N y representado en la Figura 26.11a representa la rica mezcla de especies propias del efecto de borde descrito en el Capítulo 19. Dicha zona fronteriza de máxima diversidad cambia su posición geográfica de forma estacional en varios grados, por lo que su ubicación se modifica con las estaciones.

Si bien no aparece en el mapa presentado en la Figura 26.6, los cálculos regionales de la diversidad de especies de aves en el Este de Norteamérica también dependen de las estaciones. Más del 50 por ciento de las especies de aves que anidan y se desarrollan en esta región durante los meses de primavera y verano son migratorias, dado que durante el otoño y el invierno habitan más al Sur de América del Norte, Centro y Sur. Los patrones de migración de especies alteran los patrones estacionales de diversidad regional para varios grupos taxonómicos.

Los cambios en la diversidad regional también se producen a escalas de tiempo geológico. A lo largo de escalas de tiempo de decenas de millones a cientos de millones de años, la evolución impulsa modificaciones en los patrones de diversidad a través de la aparición y extinción de especies (véanse las Figuras 26.3-26.5). En una escala de tiempo de miles a decenas de miles de años, los cambios climáticos han afectado los patrones regionales de diversidad al modificar los rangos geográficos de las especies. En el Este de Norteamérica, las alteraciones en la distribución de especies arbóreas pasado el último pico de glaciación hace unos 20.000 años representan un ejemplo de ello (véanse las Figuras 18.17 y 18.18). Los rangos geográficos de muchas especies de Norteamérica siguen cambiando, lo que afecta a los patrones de diversidad locales y regionales. Las posibles modificaciones en las distribuciones geográficas de especies vegetales y animales en respuesta a futuros cambios en el clima de la Tierra constituye un área clave de investigación sobre los cambios globales (véase el Capítulo 29).

Resumen

Patrones temporales de diversidad de especies (26.1)

La diversidad biológica de la Tierra se ha modificado a lo largo del tiempo. El registro de fósiles señala un patrón de creciente diversidad en los últimos 600 millones de años.

Extinciones (26.2)

A pesar del patrón global de creciente diversidad en el tiempo, la historia de la Tierra está marcada por períodos de extinciones a gran escala o masivas. Dos períodos que merecen destacarse se ubican hacia finales del pérmico, en el que más del 90 por ciento de invertebrados marinos desaparecieron del registro de fósiles, y el cretácico, cuando los dinosaurios se extinguieron.

Patrones geográficos de la riqueza de especies (26.3)

Las 1,4 millones de especies que los científicos han identificado no se distribuyen de igual manera sobre la faz de la Tierra. En general, la riqueza de especies disminuye del Ecuador hacia los polos, tanto en el caso de los organismos acuáticos como los terrestres. Diversas hipótesis se han postulado para explicar estos patrones, incluyendo el papel del clima.

Patrones de riqueza de especies terrestres (26.4)

A nivel regional, la riqueza de especies vegetales se relaciona con la evapotranspiración real, lo que indica una asociación positiva entre la riqueza de especies y la producción primaria neta. La riqueza de especies de los vertebrados terrestres se vincula con la evapotranspiración potencial, una medida integral de la entrada de energía en el ecosistema.

Patrones de riqueza de especies marinas (26.5)

Los patrones de diversidad de especies para los organismos pelágicos y bentónicos parecen estar bajo la influencia de la estacionalidad de la producción primaria en lugar de la producción total *per se*.

Diversidad local y regional (26.6)

Los ecólogos definen la diversidad en una comunidad o ecosistema como diversidad alfa o local. La cuantificación de los patrones locales de diversidad se ve obstaculizada por las dificultades en definir los límites de la comunidad, la relación entre la diversidad de especies y la superficie y los cambios en la diversidad durante la sucesión. La diversidad total (o riqueza de especies) en todas las comunidades de un área geográfica se denomina diversidad gamma o regional.

Preguntas de estudio

1. ¿De qué manera ha cambiado la diversidad biológica de la Tierra en los últimos 600 años?
2. ¿Qué es una extinción en masa?
3. ¿Cómo varía la riqueza de especies frente a la latitud? ¿Y frente a la altitud?
4. ¿De qué manera varía la riqueza de especies vegetales con el clima?
5. ¿Cómo se relaciona el clima con los patrones regionales de diversidad de vertebrados?
6. ¿Cómo afecta la heterogeneidad ambiental a los patrones de diversidad de especies?
7. ¿De qué manera se relaciona la producción primaria con la riqueza de especies en los océanos?
8. Compare la diversidad local (alfa) con la regional (gamma).
9. ¿Cuáles son algunos de los factores que dificultan la cuantificación de los patrones de diversidad/riqueza de especies?

Bibliografía adicional

Brown, J. H. 1995. *Macroecology.* Chicago: University of Chicago Press

Este libro ofrece un excelente análisis de los patrones a gran escala de diversidad biológica a lo largo del tiempo geológico.

Cox, C. B., y P. D. Moore. 2000. *Biogeography: An ecological and evolutionary approach*, 6ta ed. Oxford, Gran Bretaña: Blackwell Publishing.

Un excelente texto que proporciona una introducción a la geografía y ecología de la diversidad biológica de la Tierra.

Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale biogeographical patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist* 137:27-49.

Un informe de investigación que vincula los patrones regionales de diversidad con las características climáticas estudiadas en el capítulo.

Huston, M. 1994. *Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Nueva York: Cambridge University Press.

Una extraordinaria revisión del conocimiento actual sobre los procesos que gobiernan los patrones de diversidad biológica, de una escala local a una global.

Novena parte | Ecología humana

Capítulo 27 Crecimiento poblacional, uso de recursos y sostenibilidad P. 600
Capítulo 28 Pérdida del hábitat, biodiversidad y conservación P. 630
Capítulo 29 Cambio climático global P. 653

Todos los organismos modifican su ambiente, pero tal vez ninguno haya tenido tanto efecto sobre el ambiente terrestre como la especie humana. Con el crecimiento de la población humana y la expansión del poder de nuestra tecnología, la naturaleza y el alcance de nuestras modificaciones en el ambiente terrestre han cambiado radicalmente. La historia de nuestra especie se basa en la redefinición continua de nuestra relación con el ambiente: una relación basada en la energía.

Con el derretimiento de los hielos polares hace unos 40.000 a 10.000 años (véase el Apartado 18.9), la especie humana se diseminó a través de los continentes del planeta, siendo América y Australia los últimos en ser poblados hace unos 25.000 a 10.000 años. En esa época, la población global era de aproximadamente 5 millones. Hasta este punto de la historia humana, la dependencia de las plantas y animales para la obtención de energía fue el limitante principal del crecimiento de la población humana. Las sociedades de cazador-recolector consistían en pequeños grupos autónomos de unos pocos cientos de individuos que dependían de la productividad y abundancia de plantas y animales que conformaban los ecosistemas naturales y la capacidad de las sociedades para extraer y utilizar esos recursos naturales. Eran gentes nómadas, que buscaban sus recursos en el tiempo y el espacio, vulnerables a los cambios ambientales. Hace 10.000 años hubo un cambio que daría lugar al comienzo de una era y redefiniría la relación entre los seres humanos y su ambiente: el comienzo de la agricultura.

El Período Neolítico (8.000-5.000 a. C.) vio el desarrollo de la agricultura: el cultivo de plantas y la domesticación de animales. Aunque el cambio de cazador-recolector a la agricultura no hizo que cambiara la dependencia de los seres humanos a la producción primaria como su fuente principal de energía, sí lo hizo respecto a la dependencia de la productividad de los ecosistemas naturales frentre a la de los sistemas agrícolas manejados. El resultado fue un incremento de la cantidad y predecibilidad de los recursos alimenticios y con éste, el desarrollo de aldeas permanentes, la división del trabajo y el crecimiento de una nueva estructura social.

Aunque la transición de cazador-recolector a la sociedad agrícola mitigó las limitaciones impuestas por el ambiente sobre la capacidad de carga humana, la dependencia continua de las plantas y animales como única fuente de energía aún puede establecer un límite máximo en la productividad de las actividades humanas. En un esfuerzo, el cuerpo humano puede realizar 100 vatios de fuerza (1 julio por segundo = 1 vatio). Lo máximo que cualquier sociedad podría dedicar a una tarea determinada con seres humanos o animales como fuente primaria de energía era de unos pocos cientos de miles de vatios. La expansión del territorio podía aumentar el suministro de energía, pero no podía elevar el total que podía aplicarse a una sola tarea. Es imposible juntar más que unos pocos miles de individuos para un proyecto determinado, sea la construcción o la batalla. Pero para el siglo XVIII, la energía mecánica de los animales y el trabajo humano a partir del cual creció la población humana fue reemplazada por una forma de energía mucho más concentrada: el carbón.

La Revolución Industrial que comenzó a mediados del siglo XVIII fue una época que vio el desarrollo de las máquinas de vapor y, con ésta, el cambio en el trabajo de los seres humanos y los animales de arrastre por las máquinas. La máquina de vapor, desarrollada a fines del siglo XVII transformó la energía calórica del vapor en energía mecánica. Al principio, las máquinas de vapor eran ineficientes y perdían más del 99% de su energía. Sin embargo, hacia 1800, su eficiencia ascendió un 5% con una capacidad de 20 kilovatios de energía en una sola máquina (el equivalente a 200 personas). Hacia 1900, las máquinas eran capaces de manejar vapor de alta presión, y las máquinas se volvieron 30 veces más poderosas que aquellas de 1800 (el equivalente a 6.000 personas). Tan importante como el poder que suministraban era el hecho de que las máquinas de vapor podían colocarse en cualquier parte (barcos y trenes), y permitían el transporte a gran escala del carbón y estableció una retroalimentación positiva: la industrialización.

Con la mecanización, la manufactura que antes se realizaba en casas particulares y pequeños comercios se centralizó en las fábricas. Hacia finales del siglo XIX, la mecanización también había cambiado la naturaleza agrícola. El tamaño de los campos se incrementó y hubo una importante reducción en la cantidad de tierra destinada a los animales de granja. Las máquinas más eficientes lograron realizar el trabajo que antes habían hecho los seres humanos y los animales de arrastre. Como resultado de la mecanización, para 1980, cada granjero americano alimentaba a unas 80 personas.

La mecanización de la granja cambió la mano de obra, redujo las necesidades de trabajo de campo y proporcionó la fuerza de trabajo necesaria para la industrialización. En 1920, la mitad de la población estadounidense formaba parte de la mano de obra de granjas; para 1990, la proporción había disminuido al 2 ó 3%. En el siglo XX se dio una transición de la economía basada en agricultura rural a urbana basada en la industria y con ella hubo un cambio importante en la distribución de la población humana. A comienzos del siglo XX, más del 35% de la población humana vive en áreas urbanas, pero mientras nos adentramos en el siglo XXI, el número ha aumentado a casi el 80% y continúa creciendo. La urbanización creciente requiere de una infraestructura de transporte y comercio en constante aumento y, con ella, una demanda creciente de energía. Para la década de los 90, el ciudadano global promedio utilizó un 20% de «equivalentes humanos» en energía, principalmente en forma de combustibles fósiles, que trabajan las 24 horas al día, los 365 días del año, y que hacen posible el crecimiento económico y poblacional.

Esta transformación de la utilización de energía ha permitido aumentar la eficiencia en el trabajo industrial suficiente para incrementarse unas 200 veces entre 1750 y 1990, por lo que los trabajadores modernos producen en una semana lo que sus homólogos del siglo XVIII tardaban 4 años en producir. Sólo en el siglo XX, la producción global industrial creció 40 veces.

Durante los últimos 10.000 años, la raza humana ha logrado multiplicarse por miles y al mismo tiempo se ha incrementado bruscamente la utilización de recursos per cápita. La población humana se aproxima hoy a los 6,5 mil millones, y nuestra «huella ecológica» colectiva en el planeta continúa creciendo. Cerca del 40% del potencial terrestre de la producción primaria neta se utiliza de forma directa debido a la actividad humana (véase Cuestiones de ecología: Apropiación humana de la producción primaria neta). Utilizamos más del 50% de los recursos de agua dulce, de los que el 70% está destinado a ayudar a la producción agrícola. En general, nuestras actividades han transformado entre el 40 y el 50% de la superficie terrestre para producir alimentos, combustible y textiles, y nuestras transformaciones del ambiente natural han llevado a la extinción de miles de especies.

Aunque profundos, los cambios que los seres humanos hemos provocado en nuestro ambiente no son producto del descuido o del comportamiento malicioso por nuestra parte. Son en gran medida el resultado del intento de satisfacer las necesidades de la creciente población humana. Hasta hace algunas décadas, poco se sabía acerca de la extensión del impacto de la actividad humana en el ambiente. En la reciente década de los 70, el mantra era «la solución a la contaminación es la dilución». No apreciamos en toda su extensión las consecuencias a largo plazo de nuestras acciones colectivas.

Los tiempos han cambiado, y estamos comenzando a comprender las consecuencias de nuestras actividades pasadas y actuales. La ecología humana es un nuevo campo dentro de la amplia disciplina de la ecología, que se centra específicamente en la interacción entre los seres humanos y el ambiente. Como la ecología misma, es un campo interdisciplinario que comprende muchas disciplinas dentro de las ciencias, como por ejemplo la antropología, la sociología y la historia. En la Novena parte, exploraremos tres temas generales que forman la espina dorsal de los temas ambientales actuales en lo que respecta al impacto humano sobre el ambiente: el uso de recursos y la sostenibilidad ambiental (Capítulo 27), la decreciente diversidad biológica de nuestro planeta (Capítulo 28), y el potencial de la actividad humana para cambiar sustancialmente el clima de la Tierra (Capítulo 29).

Capítulo 27 | Crecimiento poblacional, uso de recursos y sostenibilidad

27.1 El uso sostenible de los recursos implica un equilibrio entre la oferta y la demanda
27.2 La sostenibilidad puede estar indirectamente limitada por las consecuencias adversas de la utilización de recursos
27.3 La sostenibilidad es un concepto aprendido de los ecosistemas naturales
27.4 Las prácticas agrícolas varían según el nivel de entrada de energía
27.5 La agricultura de roza y quema representa una forma agrícola dominante en los trópicos húmedos
27.6 La agricultura industrializada domina las zonas templadas
27.7 Los diferentes métodos agrícolas representan un compromiso entre sostenibilidad y productividad
27.8 La agricultura sostenible depende de una variedad de métodos
27.9 El objetivo de la silvicultura sostenible es alcanzar un equilibrio entre el crecimiento neto y la corta
27.10 La explotación de las pesquerías ha llevado a la necesidad de su gestión
27.11 La gestión de las pesquerías requiere una aproximación a los ecosistemas
27.12 La economía es un factor clave que dirige la gestión de los recursos

En 1890, el superintendente de la Oficina del Censo de los Estados Unidos anunció que la frontera estaba cerrada. Ya no había más extensiones de tierra no colonizada esperando a ser poblada. Hasta ese momento, si se dibujaba un mapa que indicara la gente que vivía y la que no vivía en los Estados Unidos había una clara separación entre las dos. Pero para 1890, ya no había una línea de frontera visible en los mapas que producía la Oficina del Censo. Desde 1790 en adelante, esa línea se había modificado sin cesar hacia el Oeste. Thomas Jefferson había especulado que llenar los vastos espacios de América tardaría cientos de generaciones. Tardó aproximadamente 80 años.

La anodina afirmación del hecho de que «la frontera estaba cerrada» tuvo un inmenso significado simbólico, ya que sugería a una generación de norteamericanos que el proceso de explotación de recursos inagotables había llegado a su fin. En 1890, el año en que la Oficina del Censo declaró el cierre de las fronteras, la población de Estados Unidos era de aproximadamente 63 millones. Desde ese momento, la población norteamericana se ha quintuplicado, y ha llegado casi hasta los 300 millones, y la demanda de recursos ha crecido de manera desproporcionada con los avances de la tecnología y el desarrollo económico. La frontera podía haberse cerrado, pero la explotación de los recursos naturales siguió aumentando a pasos agigantados.

Durante el mismo período, la población global se ha sextuplicado, y nuestra población actual se aproxima a los 6,5 mil millones de personas y con ellas la necesidad de explotar recursos naturales para cubrir las necesidades humanas básicas de comida, agua y vivienda. El consumo de los recursos está dominado por dos factores: el número total de individuos (tamaño de la población) y la tasa de consumo per capita. Ambas se han incrementado a un ritmo constante durante los últimos cincuenta años (Figura 27.1).

La creciente población humana y el deseo de expandir el crecimiento económico dentro de la comunidad mundial han sacado a la luz el tema de la sostenibilidad al frente de las discusiones económicas, políticas y ambientales. Aunque el término *sostenibilidad ambiental* es amplio y cubre un abanico de temas y actividades entre los que se encuentran el crecimiento de la población, el uso de energía y el desarrollo económico, la mayoría de las discusiones sobre la sostenibilidad ambiental se centran en la utilización del capital natural. El **capital natural** es el conjunto de recursos naturales que proporcionan los ecosistemas, como el aire, el agua, el suelo, los nutrientes, los bosques, las praderas, etc., de los que los seres humanos hacen uso como recursos esenciales. Por su misma definición, la sostenibilidad ambiental se relaciona con la explotación de los sistemas naturales por parte de las poblaciones humanas. Es la capacidad de permitir la explotación del capital natural para satisfacer las crecientes necesidades humanas.

En este capítulo, examinaremos el concepto de sostenibilidad ambiental en la medida en que se relaciona con las actividades humanas que intervienen en la agricultura, la ingeniería forestal y la pesquería. Todas ellas suponen la explotación de poblaciones, plantas y animales, para proporcionar los recursos humanos más esenciales: comida y refugio. Examinaremos los temas ambientales básicos relacionados con aquellas actividades de gestión y la extracción

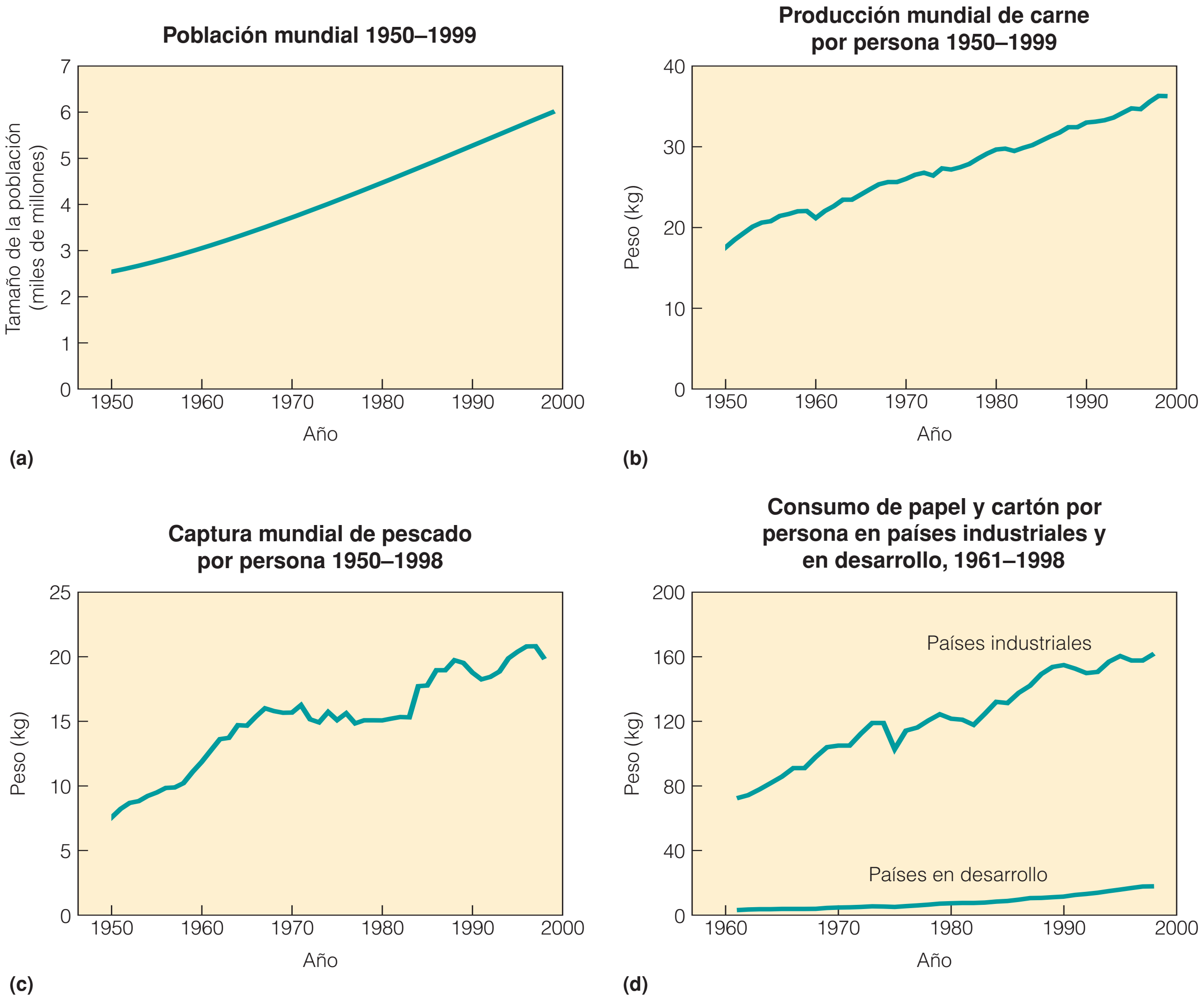


Figura 27.1 | Tendencias en el crecimiento de la población **(a)** y en el uso de recursos per cápita **(b-d)** durante los últimos 50 años. (Fuente: Oficina del Censo y FAO.)

de recursos y cómo esos temas se relacionan con los procesos y los patrones ecológicos que hemos estudiado hasta aquí.

27.1 | El uso sostenible de los recursos implica un equilibrio entre la oferta y la demanda

La sostenibilidad es una idea cargada de ambigüedad. Es ampliamente utilizada como concepto, pero raramente se la define de manera cuantitativa. Los orígenes del concepto de sostenibilidad ambiental parecen apoyarse en el concepto de rendimiento sostenido que apareció con la silvicultura alemana durante finales del siglo XVIII y principios del XIX. El concepto implica la correspondencia periódica de las cosechas con la tasa de crecimiento biológico; de la explotación forestal sin la reducción del bosque mismo o sin debilitar su capacidad de regenerarse a largo plazo.

En su forma más simple, la limitación en el uso de los recursos sostenibles se relaciona con la oferta y la demanda. En el gráfico que se presenta en la Figura 27.2, el cuadro representa la cantidad del recurso que se está explotando: por ejemplo, agua, árboles o pescado. La flecha que va hacia el cuadro representa la tasa a la cual se suministra el recurso; la tasa de recarga de un lago o un pantano, la tasa de crecimiento de árboles en un bosque o plantación, o la tasa de crecimiento poblacional de una especie de pescado. La flecha que sale del cuadro representa la tasa a la cual el recurso está siendo explotado; la tasa de utilización del agua, la tasa de tala de árboles o la tasa de captura del pescado. Dicho de manera sencilla, para que la explotación del recurso sea sostenible, la tasa a la cual se utiliza el recurso (la tasa de explotación o de consumo) no debe exceder la tasa a la cual se suministra el recurso (tasas de reemplazo y regeneración). De lo contrario, la cantidad de recursos disminuye con el tiempo.

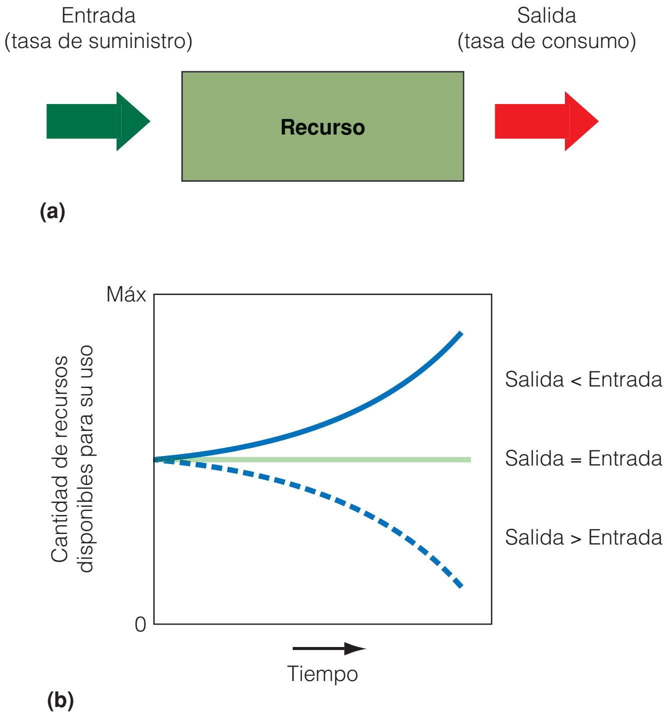
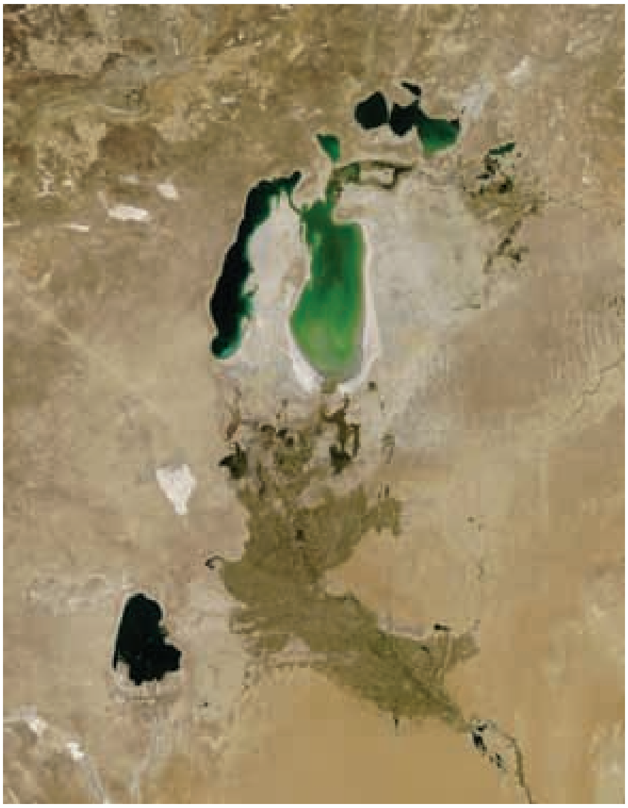


Figura 27.2 | (a) Modelo simple de la utilización de los recursos. La cantidad de recursos disponibles en todo momento (cuadro verde) será una función de la diferencia entre la tasa de suministro (flecha verde) y la tasa de consumo (flecha roja). **(b)** Si la tasa de consumo es menor que la tasa de suministro, la cantidad del recurso se incrementará. Si la tasa de consumo supera a la tasa de suministro, la cantidad de recursos disponibles disminuirá. La utilización de recursos sostenibles depende de que la tasa de consumo no exceda la tasa de suministro.

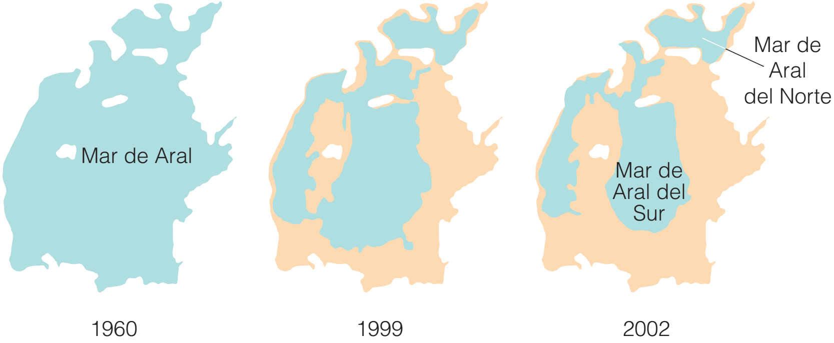
El gráfico que se presenta en la Figura 27.3 ilustra este sencillo principio que se aplica al uso sostenible del recurso agua del Mar de Aral en Asia Central. En 1963, la superficie del Mar de Aral medía 66.100 km^2. Hacia 1987, 27.000 km^2 de los que antes eran el fondo del mar eran ahora tierra seca. Un 60% del volumen del Mar de Aral se ha perdido, y su concentración salina se ha duplicado.

La causa de la desaparición del Mar de Aral ha sido principalmente la desviación de sus ríos afluentes Amu Dar'ya y Syr Dar'ya para obtención de agua de riego para las tierras fértiles locales. Estas desviaciones redujeron radicalmente la afluencia de los ríos ocasionando la reducción del Mar de Aral. A la tasa de disminución actual, el Mar de Aral podría desaparecer completamente en el año 2020. Si utilizamos el modelo simple presentado en la Figura 27.2, la tasa de consumo supera a la tasa de suministro y la consecuencia es una disminución continua del recurso; un ejemplo de uso no sostenible.

A diferencia del ejemplo del Mar de Aral, donde existe un aprovechamiento continuo de los recursos del agua para el riego, otros recursos sólo pueden aprovecharse periódicamente debido a que se requiere un extenso período entre las cosechas de los mismos para que se regenere a un nivel en el que pueda aprovecharse de nuevo el recurso. Los árboles de una plantación forestal otorgan un ejemplo excelente. Después de afianzarse los plantones se requiere un período de tiempo hasta que los árboles crezcan (Figura 27.4a). Cuando la biomasa de los árboles alcanza cierto nivel, se realiza la tala del bosque o de la plantación. La cantidad del recurso (biomasa del árbol) recolectado por unidad de tiempo se llama **rendimiento**. Tras la tala, se requiere un periodo de tiempo para que los nuevos árboles crezcan y el recurso vuelva al nivel anterior a la tala. Este periodo de tiempo se llama **periodo de rotación** (o **intervalo de cosecha**). Si el objetivo es asegurar un rendimiento similar en cada cosecha, se le denomina **rendimiento sostenible**, luego debe esperarse una cierta cantidad de tiempo entre cosechas (el período de rotación) para que el recurso recupere los niveles de precosecha. Si el periodo de rota-



(a)



(b)

Figura 27.3 | **(a)** El Mar de Aral de Asia central proporciona un ejemplo sobre el uso sostenible de los recursos . **(b)** El gráfico muestra cambios en la extensión del Mar de Aral de 1960 a 2002. Debido a que las aguas se desvían para la irrigación, el Mar de Aral disminuyó en cuanto a su volumen en un 60 por ciento entre 1963 y 1987. A la tasa de disminución actual, podría desaparecer por completo para el año 2020.

ción no es suficiente para permitir que el bosque recupere los niveles de precosecha, el rendimiento disminuirá en las cosechas sucesivas (Figura 27.4b). Como veremos en nuestro estudio de agricultura, silvicultura y pesquerías en los siguientes apartados, es en el mantenimiento del rendimiento sostenible donde suceden muchos de los conflictos en el uso de recursos sostenibles a largo plazo.

Uno de los supuestos de este modelo simple de recursos sostenibles es que el recurso es renovable; es capaz de reabastecerse o regenerarse. Si el recurso no es renovable, entonces, por definición, el recurso no es sostenible, y la tasa de disminución del recurso es una función de la tasa a la cual el recurso está siendo recolectado y utilizado. Los recursos minerales (como el aluminio, el zinc, el cobre, etc.) son un ejemplo de recursos no renovables. Sin embargo, a menudo los recursos se clasifican como no renovables incluso si se están regenerando, debido a que la tasa a la cual esto sucede es virtualmente inexistente si se la compara con la tasa a la cual están siendo consumidos. Los combustibles fósiles son un buen ejemplo. El carbón, el aceite y el gas natural se denominan recursos no renovables porque su formación se produce a una escala de tiempo de millones de años (véase el Capítulo 29), y eso hace que su tasa de regeneración sea efectivamente cero en la escala de tiempo del consumo humano.

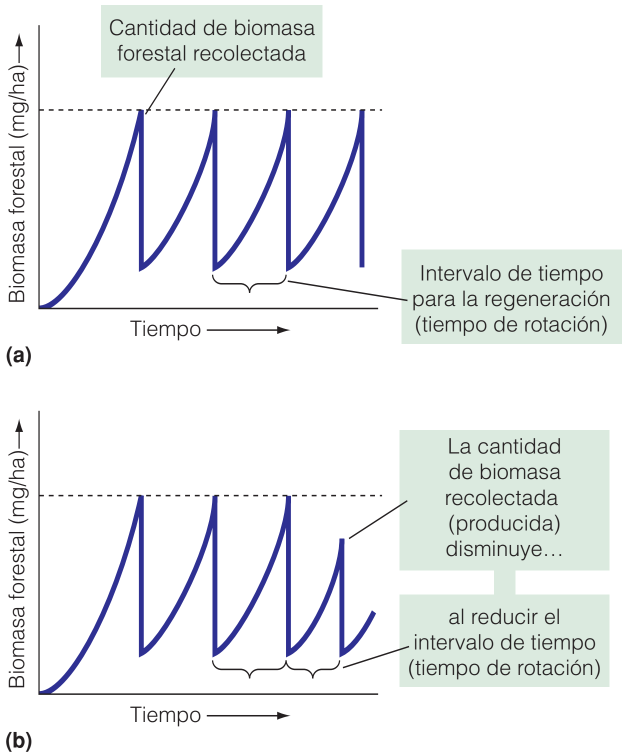


Figura 27.4 | Para lograr el rendimiento sostenible, debe permitirse un tiempo suficiente entre las cortas (tiempo de rotación) para que la biomasa vuelva a los niveles anteriores a la corta. El tiempo de rotación dependerá de la tasa de crecimiento de las especies y de las condiciones del lugar que influyan en la productividad forestal. **(b)** Si se reduce el tiempo de rotación, no se deja un tiempo suficiente para la recuperación forestal (crecimiento) a niveles de precorta y el rendimiento disminuirá. El resultado es que la tasa de aprovechamiento excede la tasa de regeneración del recurso (como se muestra en la Figura 27.2) y la cantidad del recurso disminuye a través del tiempo.

A diferencia de la energía de los combustibles fósiles, muchos recursos no renovables pueden reciclarse, reduciendo la tasa a la cual el recurso es extraído. El efecto del reciclaje es prolongar la vida efectiva del recurso.

27.2 | La sostenibilidad puede estar indirectamente limitada por las consecuencias adversas de la utilización de recursos

Los **servicios de los ecosistemas** son procesos por los cuales el ambiente produce recursos (capital natural) como aire, agua, madera o pescado. Aunque la tasa a la cual los ecosistemas suministran esos recursos esenciales funciona como una limitación fundamental del uso sostenible, este puede verse también indirectamente limitado por el impacto negativo de los servicios del ecosistema que aparecen con la gestión del recurso, su extracción o uso. Un primer ejemplo son los residuos (material no utilizado o sobrante). Los residuos domésticos, industriales y agrícolas son un problema ambiental que se acrecienta, con implicaciones tanto en el ecosistema como en la salud humana. Los residuos y subproductos de la producción a menudo contaminan el ambiente (aire, agua y suelo) con sustancias nocivas; la contaminación (véase el Capítulo 21), que puede funcionar para limitar o perturbar la capacidad del ecosistema para proveer los recursos y servicios esenciales.

Volvamos al ejemplo del Mar de Aral (véase la Figura 27.3). Actualmente, el viento de la región del Mar de Aral transporta cada día unas 200 toneladas métricas de sal y arena que son depositadas en un radio de 300 kilómetros. La contaminación salina hace disminuir el área disponible para la agricultura, destruye los pastos y origina la escasez de forraje para los animales domésticos. La pesca en el Mar de Aral ha cesado por completo, la navegación y otras actividades relacionadas con el agua han disminuido y los cambios económicos asociados han seguido el mismo camino que el de la producción agrícola. La calidad del agua potable ha disminuido debido al incremento de la salinidad, la contaminación bacteriológica y la presencia de pesticidas y metales pesados. Enfermedades como la anemia, el cáncer y la tuberculosis y la presencia de alergias van en aumento. La incidencia de la fiebre tifoidea, hepatitis viral, tuberculosis y cáncer de garganta supera tres veces el promedio nacional en algunas áreas.

En nuestro estudio sobre el uso sostenible de los recursos en los siguientes apartados, nos centraremos tanto en la capacidad de mantener los niveles actuales y futuros de producción de recursos (el tema del rendimiento sostenible), como en los impactos negativos que surgen a partir de la gestión, extracción y uso de recursos, impactos que pueden afectar a la capacidad del ecosistema de continuar con la provisión de aquellos recursos naturales (servicios del ecosistema). En las preguntas de estudio de la sostenibilidad nos centraremos no sólo en la capacidad de mantener las tasas actuales y futuras de consumo del recurso, sino también en las consecuencias de la gestión y el consumo de esos recursos, tanto para el bienestar ambiental como para el humano.

27.3 | La sostenibilidad es un concepto aprendido de los ecosistemas naturales

Cuando intentamos gestionar y extraer los recursos naturales de modo sostenible, estamos tratando de imitar de muchas maneras la función de los ecosistemas naturales. Los ecosistemas naturales funcionan como unidades sostenibles. Esto debería estar claro desde nuestro estudio sobre ecosistemas, en los Capítulos 20 y 21. Tómese como ejemplo la conexión entre la producción primaria y la descomposición. La absorción de nutrientes como el nitrógeno por las plantas está limitada por la tasa a la cual están disponibles en el suelo (véase la Figura 6.25). En efecto, la tasa de absorción de nutrientes por parte de las plantas y la consecuente tasa de producción primaria dentro de un ecosistema, están limitadas pero no pueden superar a la tasa a la cual los nutrientes son incorporados al suelo (véase el Apartado 20.3). A su vez, los nutrientes unidos a la materia orgánica se reciclan durante el proceso de descomposición microbiana y mineralización (véase el Apartado 21.5). Mientras los nutrientes se mineralizan y vuelven al suelo son rápidamente absorbidos por las plantas, lo que minimiza su pérdida en el terreno y en la superficie del agua (véase el Apartado 21.7).

Para ubicar el funcionamiento de los ecosistemas naturales en el contexto del modelo gráfico simple presentado en la Figura 27.2, la tasa de uso del recurso está limitada por la tasa de suministro del recurso. En el caso de los nutrientes minerales como el nitrógeno, la tasa a la cual se utiliza el recurso equivale a la tasa a la cual es suministrada (regenerada), por lo que el tamaño de la caja que representa el reservorio de recursos disponibles es efectivamente cero.

Cuando la tasa de suministro de un recurso varía a través del tiempo, la tasa del uso del recurso puede, de la misma manera, cambiar. Durante los tiempos de sequía, la producción primaria neta de un ecosistema puede descender. Si no hay suficiente agua disponible para reemplazar el agua que se pierde durante la transpiración, el estoma se cierra, las hojas se marchitan y potencialmente las plantas podrían morir. Aunque el agua almacenada en el suelo puede posponer los efectos de la sequía, el crecimiento y la productividad de las plantas son generalmente muy dependientes de las tasas anuales de precipitación (disponibilidad de agua). Como veremos en los siguientes estudios de agricultura y silvicultura, las variaciones en la tasa de suministro de los recursos necesarios para mantener la producción primaria son una limitación importante en el mantenimiento del rendimiento sostenible, y la superación de esas limitaciones es la fuente de problemas más importante en relación con la agricultura y la silvicultura sostenible.

27.4 | Las prácticas agrícolas varían según el nivel de entrada de energía

Aunque la explotación y la gestión de las poblaciones naturales proporcionan más del 80 por ciento de los pescados y mariscos capturados en el mundo al año, la gran mayoría de los recursos alimenticios humanos proceden de la agricultura, la producción de cultivos y la ganadería. A pesar de que los botánicos estiman que, en todo el mundo, existen 30.000 especies de plantas nativas cuyas partes (semillas, raíces, hojas, frutos, etc.) son de consumo humano, sólo 15 plantas y 8 especies de animales producen el 90 por ciento de nuestro suministro alimentario. Las semillas de sólo 3 gramíneas anuales, el trigo, el arroz y el maíz, constituyen más del 80 por ciento de los cultivos de cereal que consume la población mundial. Aunque inicialmente se derivan de especies de plantas nativas, las variedades de los cultivos actuales de cereal son producto del cultivo intensivo y selectivo y de la modificación genética por científicos de todo el mundo dedicados al estudio de la agricultura. Lo mismo sucede con los animales domésticos utilizados para la producción alimenticia.

Aproximadamente el 11 por ciento de las áreas de la Tierra libres de hielo están cultivadas. Otro 25 por ciento se utiliza como tierra de pastoreo de ganado (principalmente vacuno y ovino). Sin importar cuál sea el cultivo plantado o el método utilizado, la agricultura supone el reemplazo de diversos ecosistemas naturales (praderas, bosques y formaciones arbustivas), por una comunidad que consiste en un solo tipo de cultivo (**monocultivo**) o una mezcla de ellos (**policultivo**). Aunque se lleva a cabo una gran variedad de prácticas agrícolas, ésta producción puede clasificarse en una de dos amplias categorías: la industrializada intensiva y la tradicional extensiva.

La agricultura industrializada (también denominada mecanizada o de entrada alta de energía) depende de grandes entradas de energía en forma de combustibles fósiles (mecanización) fertilizantes químicos, sistemas de irrigación y pesticidas. Aunque demanda energía, esta forma de agricultura produce grandes cantidades de productos agrícolas y ganaderos por unidad de área de terreno. La agricultura industrializada se practica en alrededor del 25 por ciento de toda la tierra cultivable, principalmente en los países desarrollados; sin embargo, en las décadas recientes estas prácticas se han extendido también hacia las regiones en desarrollo.

La agricultura tradicional está dominada por la agricultura de subsistencia en la cual se utilizan principalmente el trabajo humano y de animales de arrastre para producir sólo los cultivos y el ganado suficientes para la supervivencia de una familia. Ejemplos de esta agricultura de entrada baja de energía son las rotaciones de cultivos de los bosques tropicales y los rebaños de ganado nómadas.

En realidad, estas dos formas de producción agrícola, industrializada y tradicional, definen dos puntos extremos del continuo de métodos agrícolas que se practican en todo el mundo. Sin embargo, utilizaremos estos dos extremos con propósitos de comparación en nuestro estudio de la sostenibilidad de las prácticas agrícolas.

27.5 | La agricultura de roza y quema representa una forma agrícola dominante en los trópicos húmedos

Un método de labranza de subsistencia que se practica principalmente en las regiones de bosques tropicales son

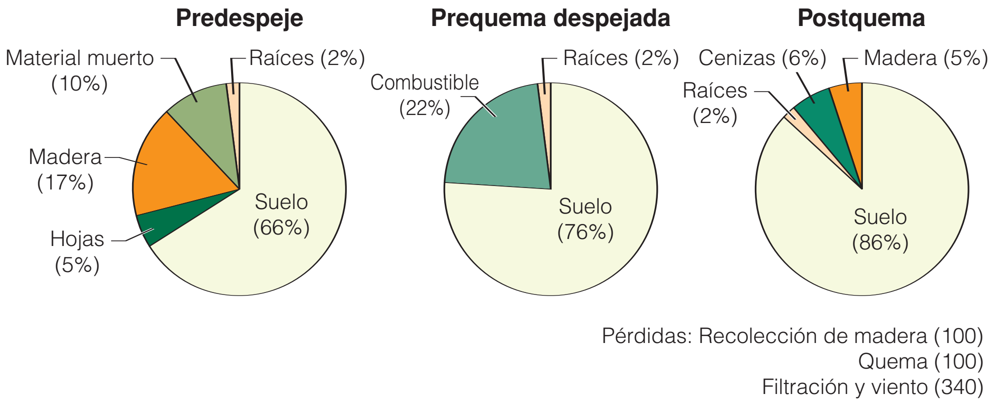


Figura 27.5 | Dinámica del nitrógeno total durante la quema y despeje de una zona forestal en Turrialba, Costa Rica (Valores en Kg N/ha). (Adaptado de Ewel y cols. 1981.)

los cambios de cultivo o la **agricultura de roza y quema**. Este método de agricultura tradicional supone una técnica de rotación de cultivo en la que primero de cortan los árboles y se queman con el propósito de despejar la tierra para sembrar. El incendio de los árboles y la tala tiene dos propósitos. Primero, la eliminación de residuos, de este modo se despeja la tierra para plantar y se asegura que el terreno está relativamente libre de malas hierbas. Segundo, la ceniza resultante tiene una gran cantidad de nutrientes minerales (véase Perfil de investigadores: Deborah Lawrence), que promueven el crecimiento de las plantas. Luego se cultivan los terrenos y se cosechan esos cultivos. Una característica de este tipo de agricultura es que disminuye la productividad con cada cultivo sucesivo (Figura 27.5). La razón de esta disminución es que cada vez que se cosechan los cultivos, se eliminan del terreno los nutrientes en forma de tejido vegetal. Debido a que en esta forma de agricultura rara vez se utilizan fertilizantes orgánicos, los nutrientes del suelo disminuyen y, finalmente, se abandona el lugar.

Tras el abandono ocurre una sucesión secundaria y se deja la zona sin perturbaciones por un periodo suficiente de tiempo y el estado de los nutrientes del lugar recuperan sus niveles anteriores al cultivo (Figura 27.6). En este punto, el lugar puede ser despejado y plantado de nuevo. Entretanto, se despejan, se queman y se plantan otras áreas. Entonces, en efecto, este tipo de agricultura representa un paisaje de parches cambiantes según las diferentes etapas de cultivo y recuperación (Figura 27.8).

Aunque el sistema de cultivo de roza y quema representa una forma sostenible de agricultura cuando se da tiempo

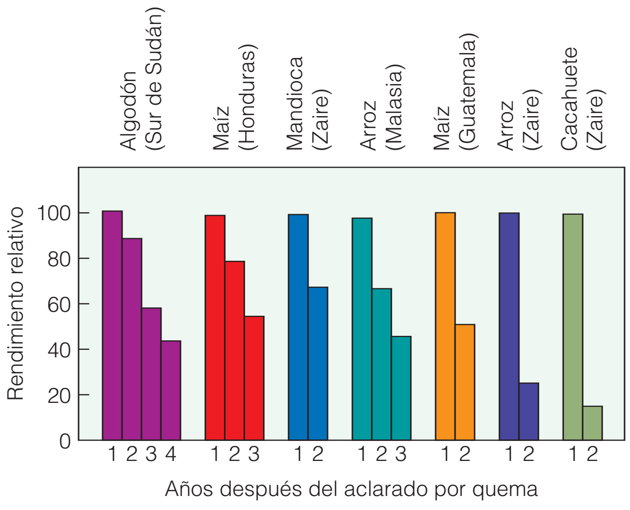


Figura 27.6 | Patrones de disminución de productividad en los años sucesivos en los sistemas agrícolas de roza y quema para distintos cultivos en las diferentes regiones de los trópicos.

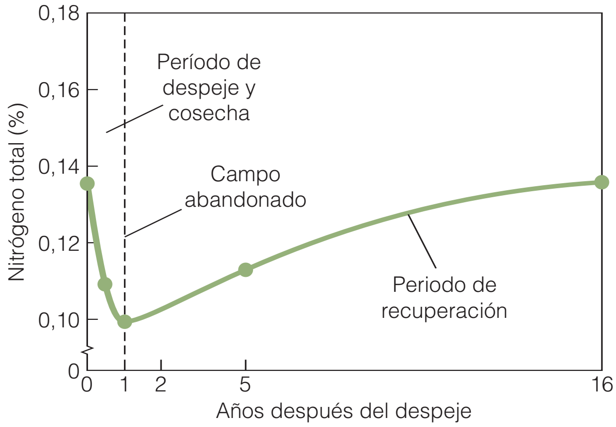


Figura 27.7 | Cambios en el nitrógeno total del suelo durante los ciclos de despeje, cosecha, abandono y recuperación en un sistema agrícola de roza y quema en Costa Rica (América central). Obsérvese que los niveles de nitrógeno disminuyen hasta que se abandona el terreno después del primer año. El nitrógeno del suelo se recupera hasta sus niveles originales después de 16 años. (Adaptado de Ewel y cols., 1981).

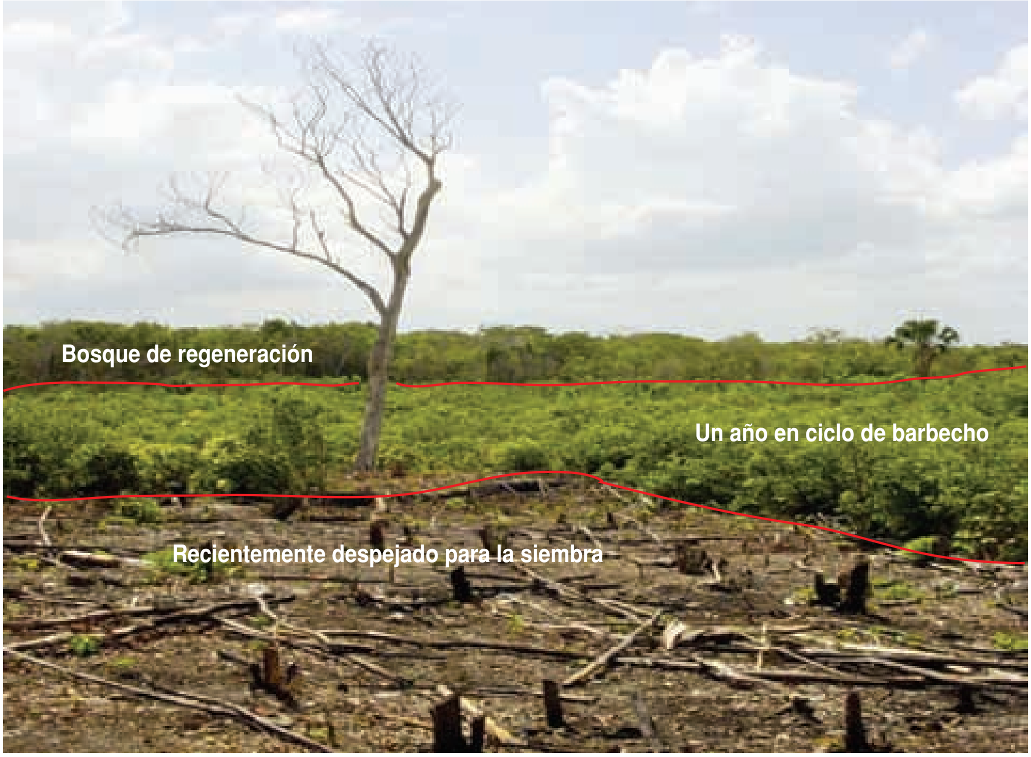

Bosque de regeneración
Un año en ciclo de barbecho
Recientemente despejado para la siembra

Figura 27.8 | Secuencia de áreas utilizadas por la agricultura de roza y quema en la región de Yucatán, México. El área en primer plano ha sido recientemente despejada para la siembra. El área que se encuentra justo detrás ha sido abandonada durante un año (un año en ciclo de barbecho) y en el bosque del fondo ha estado en etapa de recuperación durante varios años.

para que vuelva a crecer la vegetación natural y se recuperen los nutrientes del suelo, precisa una superficie de tierra suficiente para permitir un apropiado período de rotación. El problema al que se enfrentan actualmente en varias partes de los trópicos es que la población creciente ha generado una demanda siempre creciente de tierra y los periodos necesarios de recuperación no son siempre posibles. En este caso, la tierra se degrada rápidamente y el rendimiento disminuye progresivamente.

27.6 | La agricultura industrializada domina las zonas templadas

La agricultura industrializada es ampliamente practicada en Norteamérica, buena parte de Europa, Rusia, algunos sectores de Sudamérica, Australia, y otras áreas del mundo donde hay el dinero y las tierras disponibles para soportar esta forma de agricultura. Las máquinas y la energía de combustibles fósiles reemplazan a la energía suministrada por los seres humanos en los sistemas agrícolas tradicionales (Figura 27.9). La mecanización necesita grandes extensiones de terreno para que las máquinas funcionen de forma efectiva y económica. Debido a que los diferentes cultivos (trigo, maíz, algodón, etc.) requieren un equipamiento especializado para sembrar y cosechar, los agricultores generalmente plantan una o unas pocas variedades de cultivo estación tras estación (rotación continua).

Figura 27.9 | Ejemplo de agricultura tradicional.

De cultivos como el trigo y el maíz, se elimina la mayoría (o todas) las partes de la planta, por lo que queda muy poca o ninguna materia orgánica después de la recolección. Como consecuencia, en cada cosecha se eliminan grandes cantidades de nutrientes del material vegetal (Tabla 27.1). Además, la labranza del suelo con el fin de prepararlo para la siembra expone al mismo a la erosión del viento y del agua, y las prácticas de labranza convencional dan pérdidas anuales de suelo de hasta 44 toneladas por hectárea.

Tabla 27.1 | Cantidades aproximadas de nutrientes contenidos en varios cultivos (Valores en kg/ha)

Cultivo	Rendimiento	N	P	K	Ca	Mg
Maíz						
Grano	9.416	151	26	37	18	22
Resto de maíz	10.080	112	18	135	31	19
Arroz						
Grano	5.380	56	10	9	3	4
Paja	5.610	3	6	65	10	6
Trigo						
Grano	2.690	56	12	15	1	7
Paja	3.360	22	3	33	7	3
Pino palurdo	84.000	135	11	64	85	23
(22 años)						
Pino palurdo	234.000	344	31	231	513	80
(60 años)						

Como resultado de la eliminación de materia orgánica, no hay, de hecho, ningún ciclo de nutrientes en esos ecosistemas agrícolas. En su lugar deben utilizarse grandes cantidades de fertilizantes químicos para mantener la productividad. Los nutrientes se vierten al suelo en forma inorgánica (mineral) que está disponible para ser rápidamente absorbida por las plantas; sin embargo, los nutrientes se filtran rápidamente al agua superficial y subterránea (Tabla 27.2).

Debido a que se plantan las mismas variedades de cultivos sobre regiones grandes y continuas, las plagas y males vegetales se diseminan rápidamente. Las plagas son, en general, controladas por medios químicos para evitar una reducción en la productividad (véase Cuestiones de ecología: Guerra a los insectos). Los diferentes pesticidas químicos atacan a distintos tipos de plagas: los insecticidas (insectos), los herbicidas (malezas herbáceas), los fungicidas (hongos) y los raticidas (roedores). Estos productos químicos traen consigo una gran variedad de problemas ambientales.

Tabla 27.2 | Entrada de nutrientes mediante precipitaciones y fertilizantes en un campo de maíz en el centro de los Estados Unidos (Valores en kg/ha/año)

	Precipitaciones	Fertilizantes	Cosecha	Lavado hacia cursos de agua
Nitrógeno	11,0	160,0	60,0	35,0
Calcio	3,2	190,0	1,0	47,0
Fósforo	0,03	30,0	12,0	3,0
Potasio	0,2	75,0	13,0	15,0

Pérdida del suelo durante la erosión: 44 t/ha/año

27.7 | Los diferentes métodos agrícolas representan un compromiso entre sostenibilidad y productividad

Los dos diferentes sistemas agrícolas estudiados más arriba, el tradicional (de roza y quema) y el industrializado representan un compromiso entre la entrada de energía en la producción y la energía de la cosecha en los recursos alimenticios. La Tabla 27.3 presenta un resumen de las entradas de energía y los rendimientos para la producción de maíz en México con la utilización de la agricultura tradicional de roza y quema y en los Estados Unidos, con la utilización de técnicas de cultivo industriales a gran escala. Las entradas de energía en el sistema agrícola tradicional están dominadas por el trabajo físico (aproximadamente el 92% de la entrada total de energía), con entradas pequeñas en forma de herramientas y semillas. El rendimiento total del cultivo es poco más de 1.900 kg/ha. Por el contrario, el trabajo físico existe sólo en una menor proporción de la entrada de energía total en el sistema agrícola industrializado (aproximadamente un 0,05%). Las entradas más importantes se producen en forma de maquinaria agrícola (3,2%), combustibles fósiles (4%), irrigación (7,1%), fertilizantes químicos (13,6%), y pesticidas (3,5%). El rendimiento total del cultivo en el sistema agrícola es de 7.000 kg/ha, 3,5 veces mayor que la producida por los métodos de agricultura tradicional utilizados en México. Sin embargo, la verdad surge cuando observamos la relación entre la entrada de energía en la producción y la energía producida con el alimento recolectado. La relación entre la salida de kcal (alimento) y la entrada de energía en kcal (energía utilizada en la producción) es del 13,6 para la agricultura tradicional y de sólo 2,8 para el sistema industrializado de producción, aunque la agricultura industrializada produce 3,5 veces el rendimiento de maíz por unidad de área de terreno bajo cultivo, lo hace a un costo de más de 17 veces de la entrada de

Tabla 27.3 | **Comparación de entradas de energía en la producción y los rendimientos de energía en el maíz cosechado por el sistema agrícola tradicional en México y el sistema agrícola industrializado en los Estados Unidos**

	México (kcal/ha)	Estados Unidos (kcal/ha)
Entradas		
Trabajo	589.160	5.250
Hacha y azada	16.570	
Maquinaria		1.018.000
Gasolina		400.000
Gasóleo		855.000
Irrigación		2.250.000
Electricidad		100.000
Nitrógeno		3.192.000
Fósforo		730.000
Potasio		240.000
Cal		134.000
Semillas	36.608	520.000
Insecticidas		300.000
Herbicidas		800.000
Secado		660.000
Transporte		89.000
Total	642.338	11.036.650
Salidas		
Rendimiento total del maíz	1.944 kg	7.000 kg
	8.748.000 kcal	31.500.000 kcal
Entrada kcal/salida kcal	13,62	2,85

energía por producción. Además, esta gran entrada de energía se encuentra en los materiales y servicios que conlleva un gran costo ambiental.

La pérdida de fertilizantes químicos como los nitratos y fosfatos de los campos agrícolas hacia los cursos de agua adyacentes, lagos y aguas costeras (estuarios y humedales) ha llevado al enriquecimiento de nutrientes. Este enriquecimiento acelerado causa cambios químicos y ambientales que resultan en otros cambios más importantes en la vida animal y vegetal, un proceso denominado **eutrofización cultural** (véase el Apartado 24.4).

Además del impacto de los ecosistemas naturales adyacentes, el uso extendido de fertilizantes químicos también genera un impacto en la salud humana. El agua subterránea proporciona agua para consumo para más de la mitad de la población de los Estados Unidos y es el único recurso de agua para consumo en muchas comunidades rurales. El nitrato (de los fertilizantes químicos) es uno de los contaminantes más comunes del agua subterránea en las áreas rurales. Encuestas recientes de la Agencia de Protección Ambiental de los EE.UU. (EPA) indican que el 1,2 por ciento de los sistemas de agua de la comunidad y el 2,4 por ciento de los pozos domésticos rurales a lo largo del país contienen concentraciones de nitrato que superan los niveles saludables. Aunque este valor puede parecer bajo, la contaminación del agua subterránea se concentra en áreas agrícolas, tales como la región central de los EE.UU., donde el porcentaje de pozos contaminados es mucho mayor (Figura 27.10). Las altas concentraciones de nitrato en el agua para consumo pueden causar defectos en el nacimiento, cáncer, defectos en el sistema nervioso y el «síndrome del bebé azul», un síndrome en el que el contenido de oxígeno en la sangre del niño cae a niveles peligrosamente bajos. Además, las altas concentraciones de nitrato pueden indicar la posible presencia de otros contaminantes residenciales o agrícolas más peligrosos, tales como bacterias o pesticidas.

Además de los problemas ambientales causados por el uso extendido de los fertilizantes químicos y pesticidas, las fuertes entradas de combustibles fósiles utilizados para la mecanización, la irrigación y la producción de fertilizantes químicos contribuyen con el creciente aporte de dióxido de carbono y otros gases invernaderos a la atmósfera (véase el Capítulo 29).

Tras una primera inspección, puede parecer que la solución para la agricultura sostenible es la adopción de prácticas agrícolas más tradicionales, como las que se utilizan en la agricultura de roza y quema. Sin embargo, la producción agrícola debe ser observada dentro del contexto del crecimiento de la población humana. Aumentar la producción agrícola para satisfacer la creciente demanda humana puede lograrse de dos formas: aumentando la tierra utilizada para el cultivo o aumentando la producción de alimento por unidad de área de tierra. Históricamente, la tierra total cultivada en el mundo ha aumentado de forma exponencial, al mismo ritmo que el crecimiento de la población humana. Sin embargo, en la última mitad del siglo xx, esta tendencia ha comenzado a reducir su velocidad (Figura 27.11a), y el área de tierra per cápita en producción se ha reducido (Figura 27.11b). Esta disminución se produjo en parte debido al desarrollo de variedades más productivas de cultivos y a la expansión del uso de la irrigación pero, indudablemente, el factor de mayor peso responsable de la mayor productividad por unidad de área de tierra ha sido el creciente uso de fertilizantes químicos, en particular el nitrógeno (Figura 27.11c). Los fertilizantes sintéticos de nitrógeno proporcionan ahora alrededor de la mitad del nitrógeno que se utiliza anualmente en los cultivos de todo el mundo. Al me-

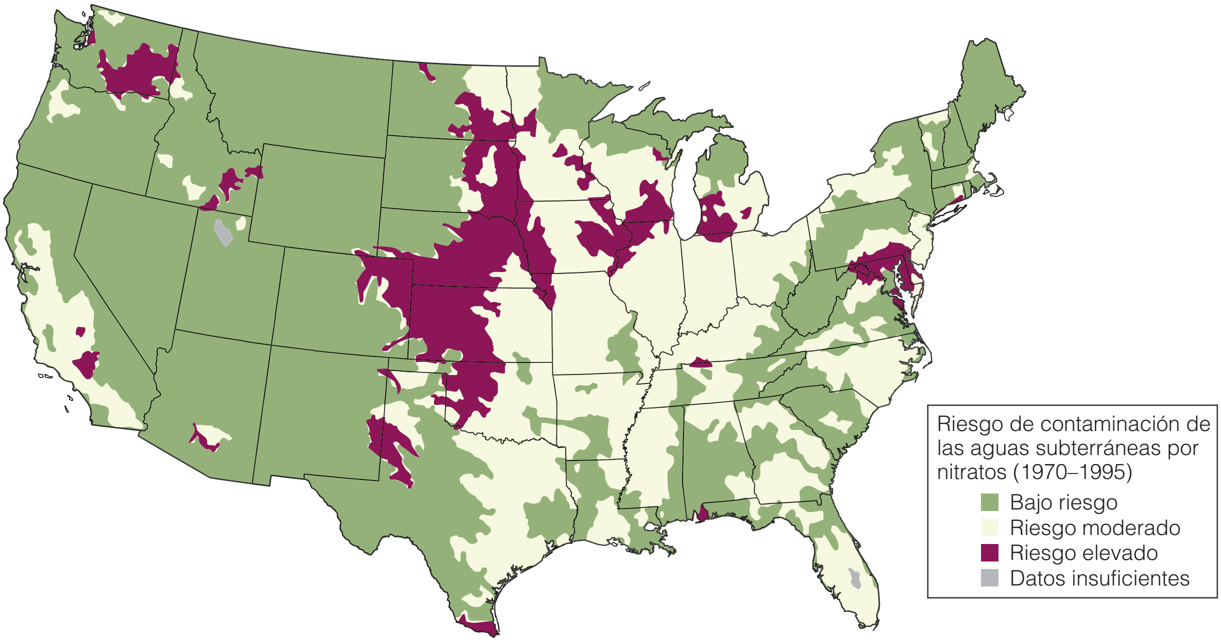

Riesgo de contaminación de las aguas subterráneas por nitratos (1970–1995)
🟩 Bajo riesgo
⬜ Riesgo moderado
🟪 Riesgo elevado
⬜ Datos insuficientes

Figura 27.10 | Mapa diseñado para presentar patrones de riesgo para la contaminación por nitratos en grandes escalas regionales o nacionales. Fue realizado utilizando un análisis de solapamiento en un sistema de información geográfico. Al conocer dónde existe el riesgo para las aguas subterráneas y de qué tipo de riesgo se trata, se puede alertar a los que realizan la gestión de recursos del agua y a los usuarios privados acerca de la necesidad de proteger los suministros de agua. Al dirigirse a las regiones con el riesgo más elevado de contaminación por nitratos, los recursos pueden ser dirigidos hacia áreas que más probablemente se beneficien con programas de prevención de la contaminación y con controles a largo plazo.

nos un tercio de las proteínas del alimento disponible del mundo actualmente procede de la síntesis de amonio (NH_3) a partir del hidrógeno y del nitrógeno mediante el proceso Haber-Bosch, cuyo nombre proviene de los dos ingenieros, Fritz Haber y Carl Bosch, que luego ganarían el Premio Nobel por haber desarrollado este proceso de síntesis de amonio para su uso en fertilizantes químicos (véase Cuestiones de ecología: Fertilizantes de nitrógeno, Capítulo 21).

Por lo tanto la realidad de nuestra situación es que dependemos de la agricultura industrializada para alimentar a la creciente población mundial. Además, al disminuir la cantidad de zonas que se talan para la producción agrícola, se reduce la causa principal de la reducción de diversidad biológica; la pérdida de hábitats principalmente debido a la conversión de tierras para la agricultura (véase el Capítulo 28). El objetivo actual es desarrollar un método agrícola a gran escala mecanizado que minimice los impactos ambientales.

27.8 | La agricultura sostenible depende de una variedad de métodos

Como con el amplio concepto de sostenibilidad ambiental, el término **agricultura sostenible** se refiere más a la idea de mantener la producción agrícola al tiempo que se minimizan los impactos ambientales, en lugar de referirse a criterios cuantitativos. Aplicado a la agricultura, el término *sostenible* se refiere a los sistemas agrícolas que son capaces de mantener su productividad y su utilidad a la sociedad, mientras que al mismo tiempo conserva los recursos y minimiza los impactos negativos estudiados anteriormente.

Hoy en día, las técnicas aplicadas en la agricultura sostenible incluyen una variedad de prácticas diseñadas para reducir la erosión del suelo, el uso de fertilizantes químicos y pesticidas, así como para conservar y proteger la calidad de los recursos del agua. Los siguientes son ejemplos de estas prácticas:

Métodos de conservación del suelo: Métodos tales como el cultivo de contorno y por franjas (Figura 27.12) y el mínimo laboreo o la agricultura de «no laboreo» ayudan a prevenir la pérdida de suelo como consecuencia de la erosión del viento y del agua. De la misma forma, la plantación de arbustos y árboles que funcionan como cercos ofrecen barreras contra el viento y de esta forma se reduce la erosión del suelo.

Reducción en el uso de pesticidas: La rotación de los cultivos (como la plantación de trigo en una tempora-

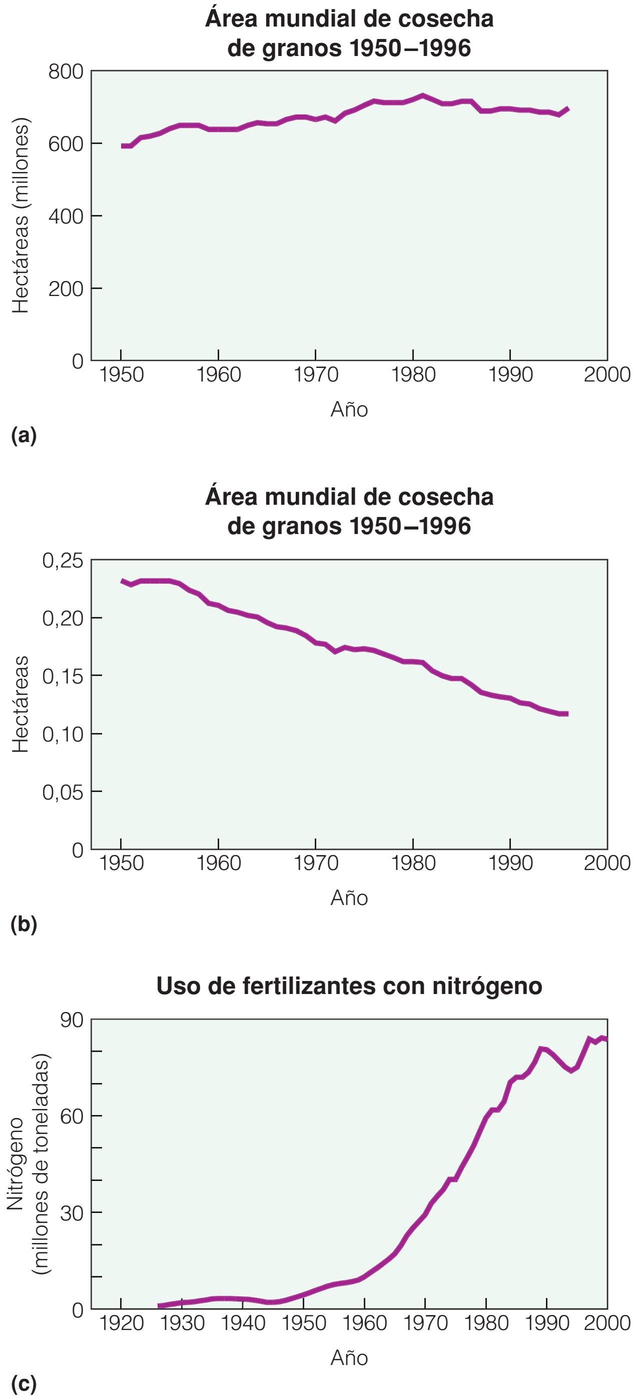


Figura 27.11 | El total mundial de tierras para producción de cultivos **(a)** ha comenzado a estabilizarse en las décadas recientes, mientras las cosechas por área per capita **(b)** en realidad han disminuido. Esta disminución se debe a un incremento en la productividad por hectárea, que en gran parte es una función del creciente uso de los fertilizantes químicos (principalmente nitrógeno) durante el mismo período **(c)**. (Fuente: FAO.)

da y de heno en la siguiente) y el cultivo por franjas con múltiples cultivos o variedades reduce la propagación de plagas y enfermedades.

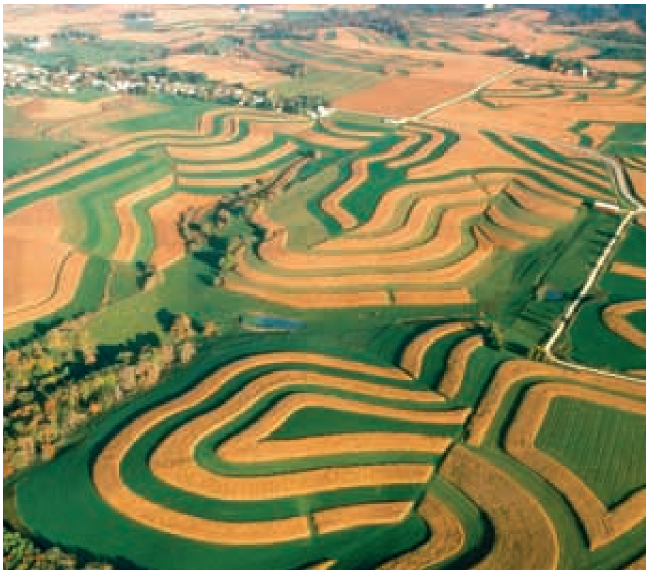


Figura 27.12 | Entre los métodos adoptados como parte de un esfuerzo para promover las prácticas de la agricultura sostenible se encuentran los cultivos de contorno. Diríjase a GRAPHit! en **www.ecologyplace.com**, para representar la eficiencia de la producción de alimentos.

Fuentes alternativas de nutrientes para el suelo: Aumentar el uso de fuentes de nutrientes provenientes de la granja, tales como el abono y los cultivos de leguminosas (véase el Apartado15.10), proporciona alternativas a la utilización de los fertilizantes químicos.

Conservación y protección del agua: La conservación del agua se ha convertido en una parte importante de la administración agrícola. Se han desarrollado muchas prácticas cuyo fin es mejorar la calidad del agua para consumo y superficial, y también proteger a los humedales. Los humedales cumplen un papel clave en la filtración de nutrientes y pesticidas, y además proporcionan hábitats para la vida salvaje (véase el Capítulo 25).

27.9 | El objetivo de la silvicultura sostenible es alcanzar un equilibrio entre el crecimiento neto y la corta

Los ecosistemas forestales cubren aproximadamente el 35% de la superficie terrestre (véase el Capítulo 23) y proporcionan una gran cantidad de recursos, incluidos combustibles, materiales para la construcción, y alimentos (Figura 27.13). Aunque las plantaciones proporcionan un porcentaje cada vez mayor de recursos forestales, más del 90 por ciento de los recursos forestales mundiales aún provienen de la tala de bosques autóctonos.

En el mundo, alrededor de la mitad de los bosques que estaban presentes bajo condiciones climáticas modernas

Cuestiones de ecología | ***Guerra a los insectos***

Para la mayoría de nosotros, coger un insecticida y matar a un molesto mosquito no evoca imágenes de guerra, pero, en su último libro, *Guerra y Naturaleza*, el historiador ambiental Edmund Russell, de la Universidad de Virginia, hace precisamente eso. En el libro, Russell investiga la historia entrecruzada del Servicio de Guerra Química del Ejército de los EE.UU. y los esfuerzos del control de plagas durante la primera mitad del siglo XX.

Cuando pensamos en las víctimas de la guerra, naturalmente pensamos en armas de destrucción; fusiles y bombas. Sin embargo, al crear concentraciones de tropas, escasez de alimento, cansancio y pobres condiciones de salubridad, la guerra a lo largo de la historia ha desembocado en epidemias de enfermedades, lo que crea problemas tanto militares como en la salud pública. La Primera Guerra Mundial tuvo algunas de sus peores víctimas causadas por el tifus. El tifus estalló en Siberia en noviembre de 1914 y se esparció a través de las tropas y los refugiados. La epidemia mató a más de 150.000 personas en menos de 6 meses. Durante la Segunda Guerra Mundial, el tifus transmitido por los piojos se convirtió en un problema muy importante para las tropas norteamericanas tanto en los frentes europeos como en los del Pacífico, y en los primeros años de la Segunda Guerra Mundial en el Pacífico, la malaria causó de 8 a 10 veces más muertes de norteamericanos que las que produjeron los soldados enemigos.

Como parte del programa para combatir la propagación del tifus, el ejército utilizó tanto bombas de aerosol (insecticida comprimido dentro de un contenedor metálico) y polvo contra piojos, y ambos utilizaban pelitre (piretrina) como ingrediente activo. Molido de los pétalos de varias especies de crisantemo, el pelitre obtuvo importancia como «polvo contra insectos» antes de 1800. Al principio se producía en Persia (Irán), luego en Dalmacia (parte de Austria-Hungría en aquel momento), y su mayor importador era Francia en los siglos XVIII y XIX. Dado que las flores se recogían a mano, la producción de pelitre se concentraba en aquellos lugares en los que la mano de obra era barata. Durante la Segunda Guerra Mundial, la guerra naval había detenido la exportación de pelitre, y la necesidad de un sustituto era urgente.

Un químico suizo, Paul Muller, desarrolló el DDT [1,1,1-tricloro-2,2-bis-(p-clorofenil) etano] a fines de la década de 1930, y aunque demostró ser un insecticida efectivo con baja toxicidad para los seres humanos, recibió poca atención en los Estados Unidos. Hacia 1942, sin embargo, habían cambiado muchas cosas. Al Departamento de Entomología de los EE.UU. se le habían entregado algunos informes de la compañía suiza para la cual Muller trabajaba y se llevaron a cabo pruebas de DDT para varias agencias gubernamentales. Se descubrió que el polvo de DDT mataba a los piojos durante un tiempo cuatro veces mayor que el polvo de pelitre y, cuando se pulverizaba sobre paredes de edificios, el DDT podía matar a mosquitos adultos durante meses. Como era un producto sintético, el DDT podía ser fabricado en los Estados Unidos. El DDT era la solución que buscaban los militares y se comenzó su producción a gran escala. El ejército estaba preparado para comenzar a pulverizar DDT por todo el mundo y llegó a los escenarios de combate, con la utilización del ya desarrollado equipo de guerra química.

La guerra estimulaba la creación, el crecimiento y el acoplamiento de instituciones militares y civiles dedicadas al control de plagas y la guerra química, acelerando el desarrollo en ambas esferas. Científica y tecnológicamente, el control de plagas y la guerra química creaban conocimientos y herramientas que a su vez la otra esfera utilizaría para satisfacer sus objetivos. Durante mediados de la década de 1930, por ejemplo, el químico alemán I. G. Farben desarrolló una nueva clase de insecticidas llamados organofosforados. A pesar de ser extremadamente efectivos, muchos de sus componentes eran letales para los seres humanos, como lo eran para los insectos. Aunque este atributo no era deseable en un insecticida, era valioso como arma química en potencia. Uno de sus componentes, más adelante llamado tabún, era el primer gas nervioso organofosforado. Por lo tanto, al crear una nueva clase de insecticida, Farben también había creado una nueva clase de arma química.

(post-pleistoceno) (véase el Apartado 18.9, Figura 18.18), y antes de la expansión de la influencia humana, han desaparecido (véase la Figura 28.1), en gran parte debido al impacto de las actividades humanas. La expansión de la agricultura y la cría de animales, la tala de bosques para la obtención de madera y combustible, y la expansión de las áreas pobladas, han contribuido en su parte proporcional en la reducción de los bosques. Las causas y el momento de la pérdida de los bosques difieren entre regiones y entre los distintos tipos de bosques, como también lo hacen las tendencias actuales en el

De vuelta en los EE.UU., la vaporización de DDT inspiró a los investigadores militares y civiles a unir a la guerra química y al control de plagas mediante nuevas formas. A mediados del siglo XX la industria química norteamericana había crecido en tamaño, experiencia, rentabilidad y prestigio. Los científicos norteamericanos desarrollaron nuevos productos químicos para eliminar las plagas de insectos. Los agricultores aplicaban más tipos de insecticidas, y en grandes cantidades, como nunca se había hecho antes. Con la utilización de aviones pilotado por veteranos, la pulverización sobre los cultivos llevó el DDT a las granjas.

La investigación acerca de la aplicación de clases de componentes químicos utilizados anteriormente en la guerras como insecticidas se trasladó del campo de batalla a las granjas, y las plagas de insectos se convirtieron en el enemigo, lo que redefinió la guerra química como control de plagas. Las compañías químicas capitalizaron la experiencia que se había desarrollado y el capital que se había invertido como parte del esfuerzo de guerra. Al principio, la retórica de la Segunda Guerra Mundial dominó esta transferencia de tecnología militar al control de plagas (Figura 1), aprovechando el rol de los insecticidas (específicamente el DDT) como «héroe de guerra».

Aunque era una forma efectiva de control de plagas, en los comienzos de la década de los 60, el uso de pesticidas químicos tales como el DDT comenzó a despertar sospechas al detectarse en tejidos de animales en regiones lejanas a la zona a la que se le había aplicado insecticida. El DDT pulverizado en bosques y cultivos ingresa en arroyos y lagos, donde se distribuye y se diluye aún más a medida que se mueve río abajo y, finalmente, llega a los océanos. El movimiento más importante de residuos de pesticidas se lleva a cabo en la atmósfera. No sólo recibe la mayor parte de la fumigación, además absorbe las fracciones volatilizadas del suelo, el agua y la vegetación.

La alta solubilidad del DDT en los lípidos lleva a su concentración a través de la cadena trófica. La mayor parte del DDT que se encuentra en alimentos ingeridos se retiene en el tejido adiposo del consumidor. Dado que se descompone lentamente, el DDT se acumula hasta llegar a niveles altos, incluso tóxicos.

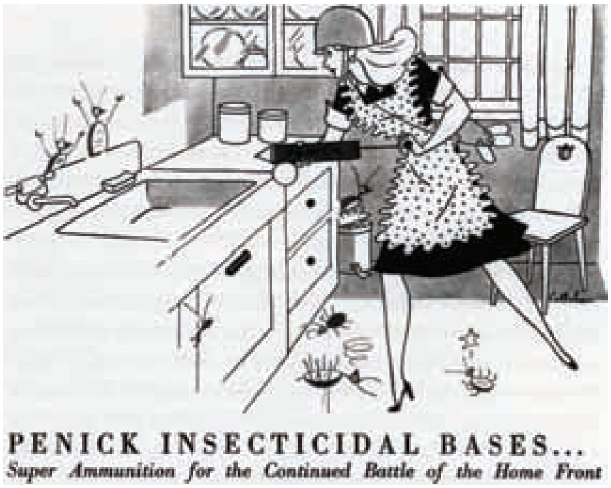

PENICK INSECTICIDAL BASES...
Super Ammunition for the Continued Battle of the Home Front

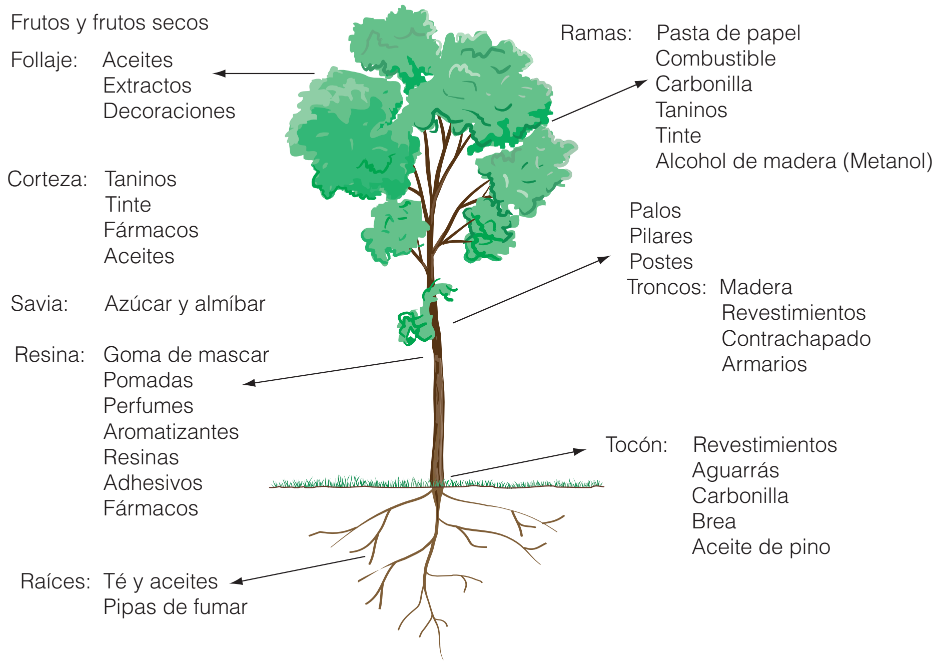
Figura 1

Mientras el siglo XX progresaba, nuestra percepción de la guerra química, tanto en el campo de batalla como en las granjas, cambió. En 1972, el gobierno de los EE.UU. prohibió el uso doméstico de DDT, aunque su producción y su distribución hacia otros países continúa. Los debates internacionales con el fin de prohibir el uso de armas químicas comenzaron ese mismo año. Se tardó otros 25 años (1997), sin embargo, hasta que la Convención de Armas Químicas prohibiera el desarrollo y el uso de armas químicas. ●

1. Basándose en la discusión acerca de la sostenibilidad en el Apartado 27.2, ¿consideraría que el uso de pesticidas químicos es coherente con una agricultura sostenible?
2. ¿Qué alternativas para pesticidas químicos existen para el control de plagas de plantas e insectos en los sistemas agrícolas? (véase Cuestiones de ecología: Ofreciendo una ventaja competitiva: El control de las malas hierbas en agricultura)

cambio de la cubierta forestal. En el marco del aumento de la demanda y la reducción de la cubierta forestal, el objetivo del rendimiento sostenible en la silvicultura es alcanzar un equilibrio entre el crecimiento neto y la tala. Para alcanzarlo, los silvicultores poseen un abanico de técnicas de talado (o corta) que van desde la corta a matarrasa hasta la corta selectiva. La **corta a matarrasa** implica la eliminación del bosque y la reversión a un estado temprano de sucesión. El área talada puede variar desde miles de hectáreas a pequeñas talas de parcelas de unas pocas hectáreas realizadas con el fin de crear

Figura 27.13 | Productos que se derivan de los bosques.


Frutos y frutos secos
Follaje: Aceites
Extractos
Decoraciones
Corteza: Taninos
Tinte
Fármacos
Aceites
Savia: Azúcar y almíbar
Resina: Goma de mascar
Pomadas
Perfumes
Aromatizantes
Resinas
Adhesivos
Fármacos
Raíces: Té y aceites
Pipas de fumar
Ramas: Pasta de papel
Combustible
Carbonilla
Taninos
Tinte
Alcohol de madera (Metanol)
Palos
Pilares
Postes
Troncos: Madera
Revestimientos
Contrachapado
Armarios
Tocón: Revestimientos
Aguarrás
Carbonilla
Brea
Aceite de pino

hábitats para especies salvajes que requieran aperturas dentro del bosque (véanse los Apartados 19.2 y 19.3). La gestión realizada tras la tala varía ampliamente en las áreas en las que se realiza corta a matarrasa. Cuando a los bosques naturales se les realiza la corta a matarrasa, normalmente no existe una gestión de seguimiento. Se deja que el bosque se regenere naturalmente a partir de las semillas y los retoños existentes en el lugar y a partir de las semillas de los bosques adyacentes. Sin una gestión de seguimiento, las áreas en las que se llevó a cabo la corta a matarrasa pueden ser gravemente afectadas por la erosión, la cual afecta a su posterior recuperación y a las comunidades acuáticas adyacentes.

La corta a matarrasa es una práctica típica en las plantaciones forestales, pero en estos lugares existe un seguimiento intensivo después de la corta. El material vegetal que no es recolectado (ramas, hojas y agujas) normalmente se quema para aclarar el lugar y plantar de nuevo. Tras el aclarado, se plantan plantones y se aplica fertilizante para impulsar su crecimiento. A menudo se utilizan herbicidas para frenar el crecimiento de malas hierbas que puedan competir con los plantones por los recursos.

El sistema de **árbol madre** o de **cortas sucesivas** es un método de regeneración del bosque por medio de la eliminación de todos los árboles de un área excepto un pequeño número de árboles de los que se apartan las semillas (Figura 27.14). Los árboles no talados deben ser la principal fuente de semillas para la regeneración natural después de la corta. Estos árboles pueden encontrarse dispersos de forma uniforme o bien pueden concentrarse en pequeños grupos, y pueden o no ser talados en el futuro.

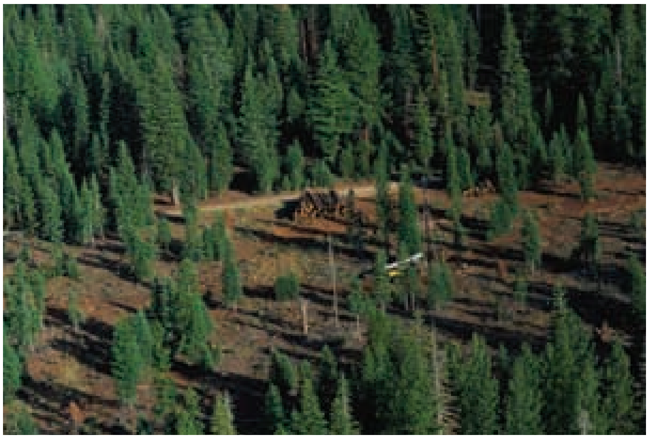


Figura 27.14 | Ejemplo de cortas sucesivas.

El sistema de cortas sucesivas se asemeja al de la corta a matarrasa en varios aspectos, dado que generalmente no quedan árboles suficientes como para afectar al microclima necesario para el desarrollo de las plántulas en el área talada. La ventaja de esta forma de corta es que la fuente de semillas para la regeneración no se encuentra limitada a las áreas adyacentes. Esto puede resultar en una mejor distribución (o reserva) de plantones, como también en una mezcla de especies más conveniente.

Como cualquier sistema de silvicultura, las cortas sucesivas requieren una planificación minuciosa para que resulten efectivas. Los árboles que se dejan en el lugar deben ser lo suficientemente fuertes como para resistir vientos y deben ser capaces de producir semillas viables; las condiciones del suelo deben ser propicias para la generación de plántulas (esto puede requerir un tratamiento preparatorio durante o después de la tala); y puede ser necesaria una gestión de seguimiento para establecer plenamente la regeneración.

En la **corta selectiva**, se extrae únicamente algún árbol maduro o grupos de árboles diseminados a lo largo del bosque. La corta selectiva produce sólo pequeñas aperturas o espacios en la zona de copas. Aunque esta forma de recolección de madera puede minimizar la escala de perturbación dentro del bosque a partir de la eliminación directa de árboles, la red de senderos y caminos necesaria para proporcionar el acceso puede ser una fuente importante de perturbación (tanto para las plantas como para el suelo). Además, la corta selectiva puede provocar cambios en la composición de las especies y en la diversidad, dado que sólo algunas especies son selectivamente extraídas.

Sin tener en cuenta las diferencias en el método de gestión usado, se pueden establecer unos principios generales con respecto a la silvicultura sostenible. Los árboles de los bosques funcionan de la forma descrita en el Capítulo 11 (Apartado 11.3) respecto a la competencia de poblaciones vegetales. Tanto si son plantados como plantones o por regeneración natural, la generación de un bosque comienza con una población de individuos pequeños (plántulas) que crecen y compiten por los recursos esenciales de la luz, el agua y los nutrientes. A medida que la biomasa del bosque aumenta, la densidad de árboles disminuye, ya que el tamaño promedio de los árboles aumenta como resultado del autoaclarado (Figura 27.15; también véanse el Apartado 11.4 y la Figura 11.8). Para que una zona de bosque sea considerada adecuada para ser cortada económicamente hablando (en un *estado operativo*), deben satisfacerse los umbrales mínimos de volumen de tala de madera por hectárea y tamaño promedio de árboles (véase la Figura 27.15), los cuales variarán en función de las especies. En la silvicultura, para un conjunto dado de umbrales (volumen de madera y tamaño promedio de árboles), la densidad inicial del bosque (densidad de plantación) puede controlarse para influir en el momento en el cual el bosque se encuentra listo para ser talado (Figura 27.16).

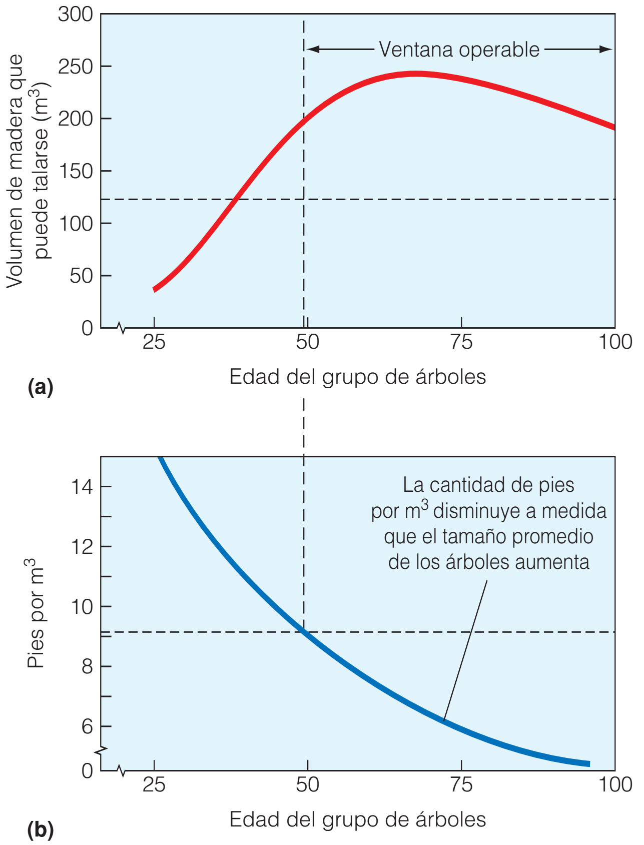


Figura 27.15 | La determinación del momento en el que un grupo de árboles se encuentra listo para su tala (*ventana operable*) se basa en dos criterios: (1) el volumen comercializable de madera por hectárea (m^3/ha) y (2) el tamaño promedio de árboles medido en número de árboles (pies) por metro cúbico (el número de árboles necesarios para llenar un metro cúbico de volumen de madera). En el ejemplo de arriba, las líneas horizontales entrecortadas representan las limitaciones de **(a)** el volumen mínimo de madera comercializable de 100 m^3/ha y **(b)** el tamaño mínimo de árbol promedio de 9 pies/m^3. Las líneas verticales entrecortadas indican la etapa más temprana en la cual ambas limitaciones se satisfacen.

Cuando los árboles se talan, debe pasar una cantidad de tiempo suficiente para que el bosque pueda repetir el proceso de nuevo. Para un rendimiento sostenible, el período de tiempo entre talas debe ser suficiente para que el bosque recupere el nivel de biomasa que poseía en el momento de la tala anterior (véase la Figura 27.4). El tiempo de rotación depende de distintos factores relacionados con las especies de árboles, las condiciones del lugar, el tipo de gestión y el uso que se le dará a los árboles que sean talados. La madera que se utilizará para fabricar productos de papel (madera para pulpa), postes para cercas y mástiles, se tala a partir de especies de crecimiento rápido, lo que permite un período de rotación menor (15-40 años). Estas especies a menudo crecen en plantaciones muy controladas en las que los árboles pueden separarse para reducir la competencia y se fertilizan para maximizar las tasas de crecimiento. Los árboles que se talan para la obtención de madera necesitan un período de rotación mucho mayor. Las especies caducifolias de maderas duras utilizadas para la producción de muebles a menudo tardan más tiempo en crecer y pueden necesitar un período de rotación de 80 a 120 años. La silvicultura sostenible de estas especies funciona mejor en áreas amplias en donde distintas porciones de tierra pueden mantenerse en distintas clases de edad.

Como en los cultivos agrícolas, una cantidad importante de nutrientes se eliminan del bosque cuando éstos se talan y se extraen los árboles (véase la Tabla 27.1). La pérdida de nutrientes de la biomasa vegetal es, a menudo, agravada por las

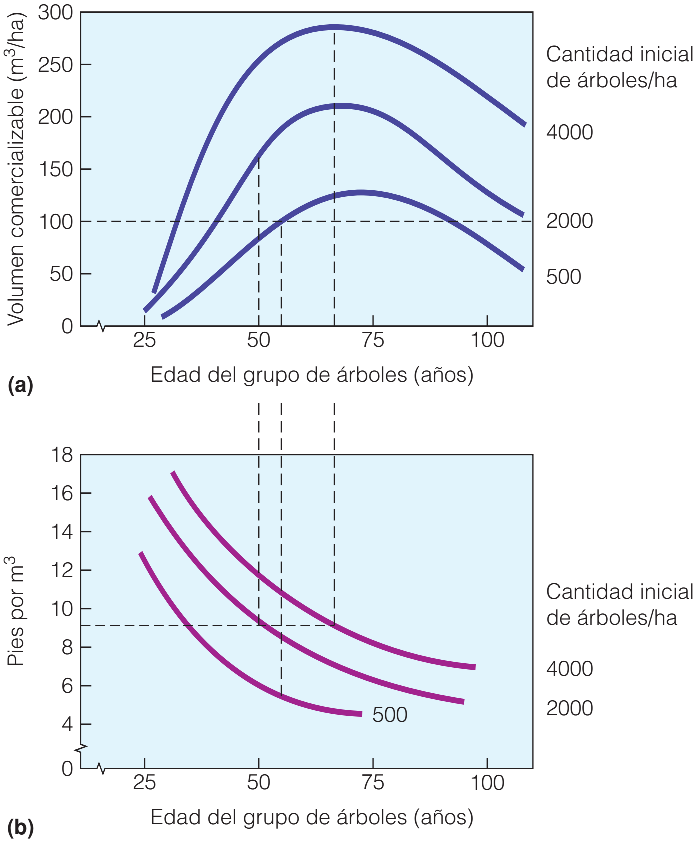


Figura 27.16 | Efectos de la densidad inicial de árboles en el momento de su adecuación a la tala (ventana operable). Como en la Figura 27.15, las líneas horizontales entrecortadas representan las limitaciones de **(a)** el volumen mínimo de madera comercializable de 100 m³/ha y **(b)** el tamaño mínimo de árbol promedio de 9 pies/m³. Las líneas verticales entrecortadas indican la etapa más temprana en el cual ambas limitaciones se satisfacen. Obsérvese que la densidad de plantación intermedia de 2.000 árboles por hectárea posee la ventana operable más temprana. (Adaptado de Orizens y cols. 1983.)

pérdidas generadas por la erosión del suelo y distintas prácticas de gestión posteriores a la tala; particularmente el uso de fuego (véase Perfil de investigador: Deborah Lawrence). La reducción de nutrientes disminuirá el crecimiento vegetal, lo que hará necesario un mayor período de rotación para las talas posteriores o causará una reducción en el rendimiento del bosque si el período de rotación no se modifica. Los encargados del bosque a menudo contrarrestan la pérdida de nutrientes mediante el uso de fertilizantes químicos, lo que crea otros problemas ambientales para los ecosistemas acuáticos adyacentes (véanse los Apartados 23.4 y 27.7).

Además de la eliminación de nutrientes directamente a partir de la extracción de la biomasa, la tala de árboles también puede provocar el transporte de nutrientes desde el ecosistema mediante la alteración de procesos involucrados en la circulación interna. La eliminación de árboles mediante la corta a matarrasa y otras prácticas de gestión forestal aumenta la cantidad de radiación (incluida la luz solar directa) que llega a la superficie del suelo. El consecuente aumento de las temperaturas del suelo promueve la descomposición de la materia orgánica que queda en el suelo (véase el Apartado 21.4), y esto resulta en un aumento en las tasas de mineralización neta (véase el Apartado 21.5) (Figura 27.17). Este aumento en la disponibilidad de nutrientes en el suelo ocurre paralelamente a una baja demanda de nutrientes, dado que las plantas han sido retiradas y la producción primaria neta es baja. Como resultado, existe un aumento dramático en la filtración de nutrientes desde el suelo hacia las aguas subterráneas y superficiales (Figura 27.18). Esta exportación de nutrientes desde el ecosiste-

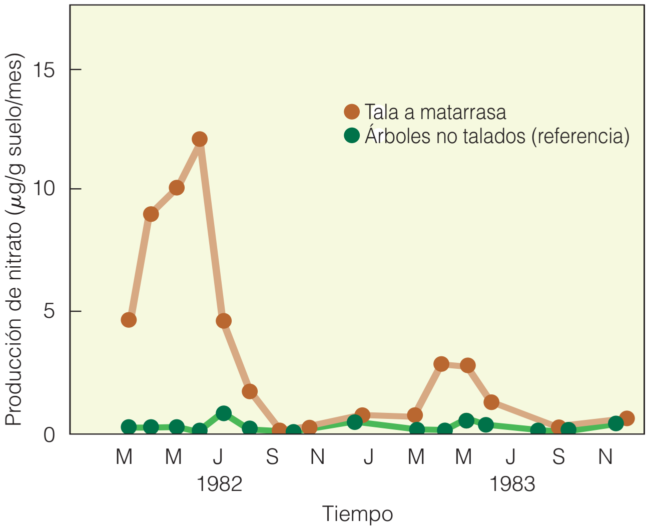


Figura 27.17 | Comparación de la producción de nitrato (NO_3^-) tras la tala de una plantación de pino palurdo (*Pinus taeda*) en el sudeste de los Estados Unidos. La información de un área con un grupo de árboles control (no talados) se compara con otra en la que se ha realizado una tala a matarrasa. (Adaptado de Vitousek 1992.)

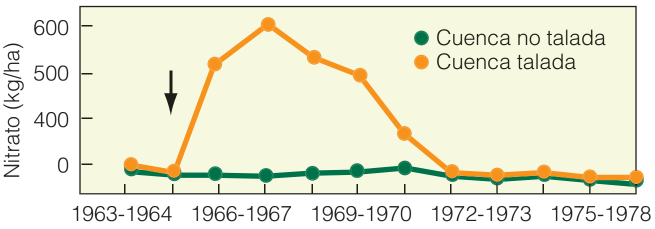


Figura 27.18 | Cambios temporales en la concentración de nitrato de las aguas de los arroyos a los que vierten dos cuencas hidrográficas forestales en Hubbard Brook, New Hampshire. El bosque en una de las cuencas fue talado, mientras que el otro bosque se mantuvo sin perturbaciones. Obsérvese el gran aumento en la concentración de nitrato en el agua del arroyo de la cuenca talada. Este aumento se debe al incremento en la descomposición y la mineralización del nitrógeno tras la eliminación de los árboles. El nitrógeno luego se filtró hacia el agua superficial y subterránea. (Adaptado de Likens y Borman 1995.)

ma es consecuencia del desacople de los procesos de liberación de nutrientes en la descomposición y la absorción de nutrientes en la producción primaria neta.

El rendimiento sostenible es un concepto clave en la silvicultura y es practicado hasta cierto grado por grandes compañías madereras y por agencias federales y estatales de silvicultura. Pero muy a menudo el acercamiento industrial al rendimiento sostenible se basa en cultivar árboles de la misma forma que si fuera una cosecha antes que en mantener el ecosistema del bosque. Su acercamiento administrativo es una forma de agricultura en la cual los árboles se cultivan como en una cosecha: se tala, se aplican herbicidas, se plantan plantones o semillas de una única especie, se tala, y se planta de nuevo. Las prácticas de tala en algunos bosques nacionales, específicamente en el Noroeste del Pacífico y el Bosque Nacional de Tongass en Alaska, difícilmente se incluirán en una gestión de rendimiento sostenible cuando la madera se vende a costes bajos establecidos por el gobierno para cubrir el cupo de tala determinado por la política. Y la tala de bosques es aún más extensiva en los bosques del Norte de Canadá, especialmente en British Columbia (Figura 27.19), y en grandes áreas de Liberia. Dado que la oferta de madera disminuye en el Noroeste del Pacífico, las industrias madereras que se mudaron hacia el Este cuando se agotaron los árboles caducifolios de maderas duras y de los bosques de pinos del Este en los estados de la zona de lagos se están moviendo de nuevo hacia el Este para explotar los nuevos bosques de caducifolios de maderas duras, especialmente el rico y diverso bosque central de caducifolios. Desde Virginia y el Este de Tennessee hacia Arkansas y Alabama, las compañías madereras han construido más de 140 astilleros altamente automatizados que astillan árboles de todos los tamaños para pulpa de papel y tableros de aglomerado. Para alimentar a los astilleros se requiere la tala de 500.000 ha anualmente. La creciente demanda de madera ha incrementado los precios de la madera, y a su vez se ha aumentado la tala. La tasa de tala es totalmente insostenible. Dada la creciente demanda de madera, la gestión para el rendimiento sostenible ha quedado apenas reducida a pequeñas parcelas de tierras privadas.

El problema de la silvicultura de rendimiento sostenible es su enfoque económico hacia el recurso y la falta de visión del bosque como comunidad biológica. Un grupo de árboles cuidadosamente gestionado, a menudo reducido a una o dos especies, no es un bosque desde un punto de vista ecológico. Un bosque regenerado de forma natural raramente soportará la diversidad de formas de vida que se encuentra en los bosques viejos (véase el Apartado 17.6 y la Figura 17.13), y definitivamente no lo hará un bosque plantado. En el momento en el que los árboles llegan a su madurez económica o financiera (basada en su tipo de rotación), se talan de nuevo.

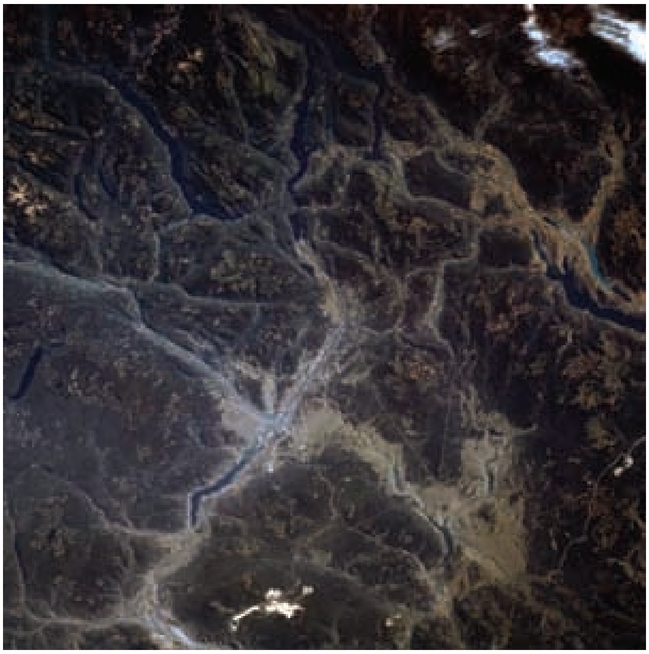


Figura 27.19 | Fotografía de tala a matarrasa a gran escala en British Columbia tomada desde el trasbordador espacial.

27.10 | La explotación de las pesquerías ha llevado a la necesidad de su gestión

Aunque la llegada de la agricultura hace unos 10.000 años ha servido para reducir la dependencia de los seres humanos a las poblaciones naturales, más del 80 por ciento de toda la pesca comercial de peces y mariscos proviene de la pesca de poblaciones naturales de los océanos (71 por ciento) y de canales y ríos (10 por ciento).

Existen numerosos informes históricos de sobreexplotación y disminución de poblaciones, pero no fue sino hasta finales del siglo XIX que se hizo un esfuerzo para gestionar los recursos de pesca para asegurar su continuidad. En ese momento, las amplias fluctuaciones en la pesca en el Mar del Norte comenzaron a generar un impacto económico en la industria comercial pesquera. Los debates que surgieron se basaban en la discusión acerca de la causa de la disminución y si la pesca comercial tuvo algún impacto en la población de peces. Algunas personas argumentaban que la extracción de peces no había tenido efecto en la reproducción, otros sostenían que sí. No fue hasta que un biólogo marino danés, C. D. J. Petersen, desarrolló un método para estimar el tamaño de la población basado en la técnica del etiquetado, la liberación y la recaptura, cuando los biólogos pudieron realizar algunas valoraciones acerca de la población de peces. Junto con la información proveniente de sondeos de huevos y el envejecimiento de los peces de la pesca comercial, estos estudios sugirieron que, en efecto, la sobrepesca era la culpable. Pero el debate continuó y justo

Perfil de investigadores | Deborah Lawrence

Departamento de Ciencias Ambientales
Universidad de Virginia, Charlottesville, Virginia

Durante cientos de años, los habitantes de Kembera en West Lalimantan, Indonesia han estado practicando la misma forma de rotación de cultivos. Un área de selva de aproximadamente 1 ha de tamaño se despeja de toda su vegetación (Figura 1). Tras secarse durante varias semanas, se limpian los desechos. Con la llegada de las lluvias, se planta el campo con arroz y unos pocos cultivos de vegetales. Este tipo de agricultura de montaña no supone una labranza, ni irrigación, ni entradas químicas. Al cultivo de arroz se le quita las malas hierbas a mano de una a tres veces durante el período de crecimiento de 5 a 6 meses. Se obtiene un cultivo de arroz al año y, aunque los terrenos se utilizan a veces durante un segundo año, los campos se abandonan generalmente después de la primera cosecha. Tras el abandono, la parcela se regenerará como bosque secundario. Después de un período de recuperación (ciclo de barbecho) que dura aproximadamente 20 años, el área está lista para ser despejada y plantada de nuevo.

¿Son estás prácticas de uso de la tierra sostenibles? y ¿qué impacto tienen en la diversidad biológica de la región? Estas son preguntas pronunciadas por la ecóloga Deborah Lawrence, del Departamento de Ciencias Ambientales de la Universidad de Virginia.

El área que rodea el pueblo Kayak de Kembera, al Oeste de Kalimantan, ha sido la zona de trabajo de Lawrence y se ha centrado en el impacto de la agricultura tradicional en los recursos del suelo. La disponibilidad del fósforo (P) es a menudo una limitación importante en la producción agrícola de los trópicos. Su disponibilidad se controla por la meteorización del fósforo contenido en rocas y minerales y la rápida absorción y adsorción de P por los abundantes minerales de hierro y aluminio de los suelos tropicales (véase el Apartado 5.10) impidiendo su libre movimiento a través de la solución del suelo hacia las raíces de las plantas. Además, las intensas lluvias dan como resultado una importante filtración de nutrientes como el P desde la superficie del suelo. Para comprender las limitaciones de P en la sostenibilidad a largo plazo de la agricultura de la región, fue necesario para Lawrence cuantificar la influencia del proceso de rotación de los cultivos en la dinámica del P del suelo.

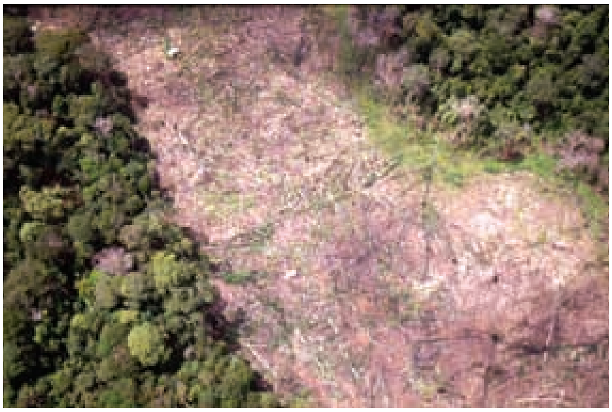


Figura 1 | Vista aérea de una parcela despejada para la plantación.

Los incendios transfieren nutrientes desde la vegetación y la materia orgánica de la superficie hacia el suelo. Cuando la temperatura se eleva hacia niveles altos, ocurre la **piromineralización**, y ésta provoca la transformación de formas orgánicas de P en formas inorgánicas (minerales) disponibles para ser absorbidas por las plantas. Dependiendo de la intensidad del fuego, Lawrence descubrió que hasta el 55 por ciento del total de las reservas de P se pierden en la atmósfera en forma de humo, aunque buena parte de ella será redistribuida en todo el paisaje más que perderse completamente por el bosque. Además, hasta el 50 por ciento del P mineral depositado durante el incendio se perderá a través de la erosión del agua y el viento o a través de las filtraciones. Además de las pérdidas de P del suelo durante la preparación del terreno para plantar, la quema provoca un gran aumento inmediato en el P orgánico disponible, lo que promueve el crecimiento de las plantas de arroz. La cosecha del arroz, sin embargo, representa una mayor pérdida de P, lo que reduce las reservas del suelo. Esas pérdidas de P del suelo durante la preparación de los campos y la cosecha de los cultivos, son grandes en comparación con la entrada de P al suelo a través del proceso de meteorización. Dados estos hechos, se podría extraer la hipótesis de que una disminución del P total con cada ciclo de cultivo consecutivo, influyen no sólo en el potencial para la producción agrícola a largo plazo, sino también a los procesos del crecimiento secundario del bosque (regeneración del bosque).

Para estudiar esta hipótesis, Lawrence emprendió un estudio para examinar parcelas de tierra alrededor del pueblo de Kembera, que habían sido utilizadas exclusivamente para la rotación de cultivos durante casi 200 años. Para determinar los cambios a largo plazo del P del suelo, tomó una muestra de una parte superficial de 30 cm del suelo en 24 lugares que representan un gradiente de cultivos, desde cero (bosque primario) a 10 o más ciclos previos de cultivo de roza y quema y barbecho. De cada sitio, se recolectaron 30 muestras de profundidad del suelo y cada muestra fue dividida según la profundidad (0-2,5 cm, 2,5-15 cm, y 15-30 cm).

Los resultados de los análisis fueron sorprendentes. Más que disminuir, el P total del suelo aumentó con cada ciclo de cultivo sucesivo a través de los primeros cuatro ciclos (aproximadamente 80 años) (Figura 2), y manteniéndose relativa-

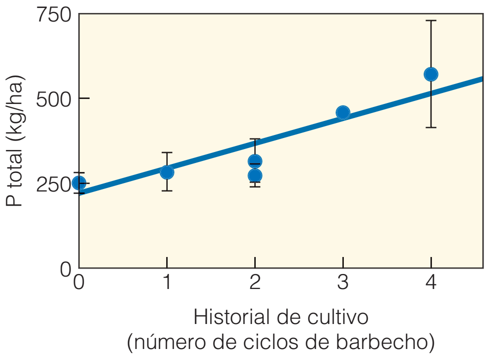


Figura 2 | Cambios en las reservas de fósforo en los 30 cm superficiales del suelo durante los primeros cuatro ciclos de cultivo. Los valores que se muestran son un promedio de desviación estándar ± 1 para 6 parcelas de suelo arenoso.

mente constante a partir de allí. ¿Cómo podría suceder esto, dadas las grandes pérdidas asociadas con el despeje y a la cosecha? Para comprender la forma en la que se incrementó el P en los 30 cm superiores del suelo a través del tiempo, Lawrence examinó los procesos de barbecho entre períodos de cultivo, durante los cuales ocurre el proceso de crecimiento del bosque.

Tras el abandono, los nutrientes se acumulan en la biomasa del bosque secundario antes que las reservas del suelo comiencen a incrementarse. El P del suelo absorbido por los árboles vuelve de nuevo a la superficie del suelo a través de las hojas secas y su consecuente descomposición y mineralización. Tras examinar la distribución vertical de raíces en las parcelas de estudio, comienza a surgir una posible explicación sobre el incremento observado de P en la superficie del suelo a través del tiempo. Las especies de árboles que colonizan los bosques secundarios tienen raíces más finas y más profundas en el perfil del suelo que las especies que dominan el bosque primario (no despejado) (Figura 3). Son estas raíces finas las responsables de la mayoría de los nutrientes absorbidos por el suelo. La máxima profundidad observada de las raíces finas en el bosque secundario es de 50 cm, en comparación con los 20 del bosque primario. Esto sugiere que el incremento del P total tras el cultivo y el ciclo de barbecho es el resultado del «bombeo de nutrientes». Como las raíces finas se ubican más profundamente en el perfil del suelo toman P, se incorpora a los tejidos vegetales mientras el bosque secundario crece durante el período de barbecho. El P orgánico en forma de tejido vegetal en senectud se deposita posteriormente en la superficie del suelo, donde se libera finalmente como P inorgánico. Por lo tanto, las raíces profundas y la muerte periódica del bosque (con cada quema) son propensas a estimular la transferencia de P inorgánico hacia la superficie y P orgánico (en forma de raíces finas) hacia los horizontes más profundos del suelo.

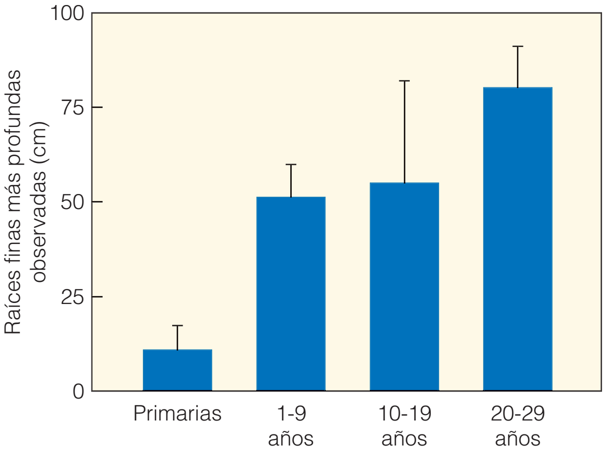


Figura 3 | Profundidad máxima de raíces finas observadas como función de la edad forestal. Las raíces más profundas se definen como el punto medio de los horizontes del suelo en donde se encuentran las raíces. Los datos surgen de dos sitios recientemente despejados de bosques primarios y 17 sitios de bosques secundarios en barbecho con 1-28 años desde el despeje.

Más allá del incremento total de P en los 30 cm superficiales del suelo observados durante los primeros cuatro ciclos de cultivo, las pérdidas potenciales de P a través de la erosión y las cosechas establecen que la futura producción de arroz dependerá de la adquisición continua de P de un perfil del suelo más profundo y, por lo tanto, mantendrá los críticos y necesarios períodos de barbecho para la regeneración de reservas de nutrientes en la superficie del suelo. En muchas partes de Indonesia, sin embargo, las rotaciones de cultivo reducen la longitud de los periodos de barbecho debido a las presiones del crecimiento de la población y arriesgan potencialmente esta forma sostenible de producción agrícola que por tanto tiempo ha mantenido a las poblaciones de la región. ●

Bibliografía

Lawrence, D., and W. H. Schlesinger. 2001. Changes in soil phosphorus during 200 years of shifting cultivation in Indonesia. *Ecology* 82:2769-2780.

Lawrence, D., D. R. Peart, and M. Leighton. 1998. The impact of shifting cultivation on a rainforest landscape in West Kalimantan: Spatial and temporal dynamics. *Landscape Ecology* 13:135-148.

1. ¿Cuáles son los impactos posibles además de la alteración de la disponibilidad de los nutrientes del suelo que se pueden producir con estas prácticas culturales en los ecosistemas de bosques tropicales de la región?
2. ¿Cómo influye en la disponibilidad de P en el suelo (tanto en su forma orgánica como mineral), la práctica de la quema de un lugar para la preparación de éste para la siembra?

después de la Primera Guerra Mundial la polémica se dejó a un lado.

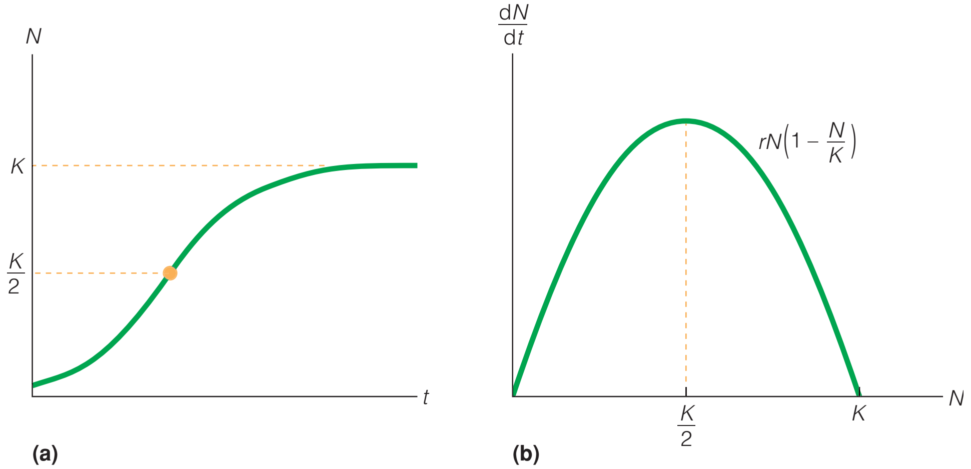
Durante la guerra, la pesca en el Mar del Norte había cesado. Tras la guerra, los pescadores notaron aumentos considerables en la captura. Los biólogos marinos sugirieron que el regreso a la pesca reduciría nuevamente el tamaño de la población, y la pesca se estabilizaría y finalmente disminuiría con la sobreexplotación. Sus predicciones fueron correctas, y con el tiempo, la atención giró hacia la sostenibilidad de la captura.

El objetivo de la captura sostenible a largo plazo ha sido el pilar de la ciencia de las pesquerías en la mitad del siglo pasado. Un concepto central de captura sostenible es el modelo logístico de crecimiento poblacional presentado en el Capítulo 10 (Apartado 10.10). Bajo las condiciones del modelo logístico, la tasa de crecimiento intríseco (el número total de nuevos organismos producidos por año) es baja cuando la población es pequeña (Figura 27.20). También es baja cuando una población se acerca a su capacidad de carga (*K*) debido a procesos de los que depende la densidad tales como la disponibilidad de alimentos. Las poblaciones de tamaño intermedio tienen la mayor capacidad de crecimiento y la posibilidad de producir los peces más capturables por año. La comprensión clave de este modelo es que las pesquerías pueden optimizar la captura de una especie en particular, manteniendo a la población en un nivel intermedio y capturando a las especies a una tasa igual a la tasa de crecimiento anual. Esta estrategia fue denominada **rendimiento máximo sostenible** (véase Cuantificando la ecología: Rendimiento máximo sostenible).

En efecto, el concepto de rendimiento sostenible es un intento de ser un «depredador inteligente». El objetivo es mantener la población de presas a una densidad en la que la producción de nuevos individuos simplemente compense la mortalidad representada por la captura. Cuanto mayor es la tasa de aumento de la población, mayor será la tasa de captura que produzca el rendimiento máximo sostenible. Las especies caracterizadas por una tasa muy elevada de crecimiento poblacional con frecuencia pierden gran parte de su producción por una mortalidad altamente independiente de la densidad, la que recibe la influencia de las variaciones en el ambiente físico, como los cambios en la temperatura (véase el Apartado 11.12). El objetivo del control de estas especies es reducir el «desperdicio» tomando a todos los individuos que de otro modo se hubieran perdido debido a la mortalidad natural. Este tipo de población es difícil de controlar. Las reservas pueden reducirse si los patrones anuales de reproducción se interrumpen debido a las condiciones ambientales. Un ejemplo de esto puede verse en la sardina del Pacífico (*Sardinops sagax*). La explotación de la población de la sardina del Pacífico en las décadas de 1940 y 1950 modificó las estructuras de edad de la población a clases más jóvenes. Antes de la explotación, la reproducción estaba distribuida entre las primeras cinco clases de edad (años). En la población explotada, este patrón de reproducción cambió y cerca del 80 por ciento de la reproducción estuvo asociada con las dos primeras clases de edad. Dos años consecutivos de fracaso en la reproducción ambientalmente inducida (resultado de variaciones climáticas naturales asociadas con la ENOS; véase el Apartado 3.9) causaron un colapso en la población, del cual las especies nunca se recuperaron (Figura 27.21).

La captura sostenible requiere una comprensión detallada de la dinámica de la población de las especies de peces. Recordemos del Capítulo 10 que la tasa intrínseca de crecimiento de la población *r* es una función de las tasas de natalidad y mortalidad específicas de la edad. Desafortunadamente, el enfoque habitual del rendimiento máximo sostenible fracasa en la forma de considerar adecuadamente las clases de tamaño y edad, las tasas diferenciales de crecimiento entre ellas, las proporciones sexuales, supervivencia, reproducción e incertidumbres ambientales, todos datos difíciles de obtener. Se suma al problema la naturaleza de propiedad común de los recursos. Como

Figura 27.20 | Si suponemos que la tasa de crecimiento de la población de peces sigue el modelo logístico presentado en el Capítulo 10 [$dN/dt = rN(1 - N/K)$], **(a)** en ausencia de actividad pesquera, la población crecerá hasta la capacidad de carga, *K*. **(b)** La relación entre la tasa de crecimiento de la población, dN/dt, y el tamaño de la población, *N*, toma la forma de una parábola, alcanzando un valor máximo a un tamaño de población de $N = K/2$.



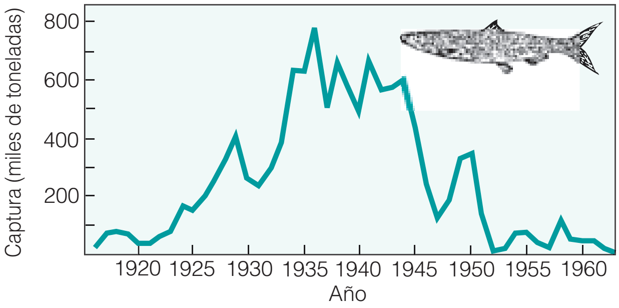


Figura 27.21 | Captura anual de la sardina del Pacífico a lo largo de la Costa del Pacífico, en Norteamérica. La captura excesiva, los cambios ambientales y un incremento en la población de una especie de peces competidores, la anchoa, dio como resultado un colapso en la población. (Adaptado de Murphy, 1966.)

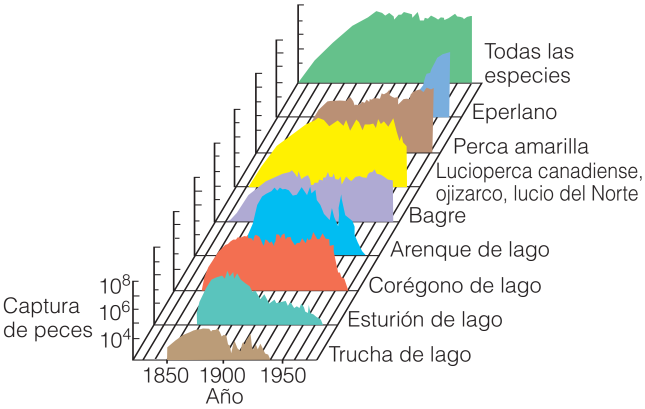


Figura 27.22 | Captura anual de especies de peces individuales y todas las especies combinadas, efectuadas por la pesquería comercial del Lago Erie desde 1920. La escala vertical es logarítmica (Adaptado de Regier y Hartman 1973). Diríjase a GRAPHit! en **www.ecologyplace.com** para explorar los datos globales de la pesca excesiva.

no pertenecen a nadie, cada uno debe usarlos como le parezca adecuado.

Quizás el mayor problema con los modelos de captura sostenible es que fracasan en incorporar los componentes más importantes de la explotación de la población: el económico (véase el Apartado 27.12). Una vez que comienza la explotación comercial, la presión se centra en incrementarla para mantener la infraestructura económica subyacente. Los intentos de reducir la tasa de explotación encuentran una fuerte oposición. Se argumenta que la reducción significará desempleo y la quiebra de la industria, que de hecho el esfuerzo de captura debería aumentar. Este argumento no tiene demasiada visión de futuro. Un recurso que se ha usado demasiado fracasará y los medios de vida que sostiene colapsarán porque, a la larga, los recursos se reducirán. El hecho se demuestra en las plantas procesadoras de pescado abandonadas y en las oxidadas flotas pesqueras. Con la explotación conservadora, los recursos podrían mantenerse.

27.11 | La gestión de las pesquerías requiere una aproximación a los ecosistemas

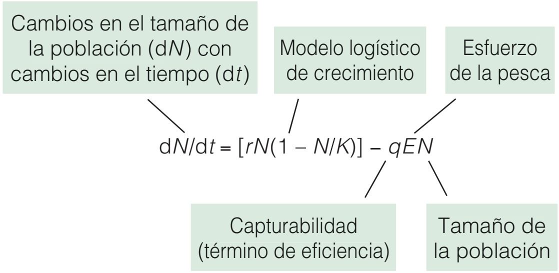
Otro problema con el concepto de captura sostenible es que la gestión tradicional de las poblaciones, especialmente la que se lleva a cabo en las pesquerías considera las reservas de especies individuales como unidades biológicas únicas más que componentes de un sistema ecológico mayor. Cada reserva se gestiona de forma que se obtenga el máximo rendimiento económico, pasando por alto la necesidad de dejar una determinada porción de individuos para que continúen cumpliendo su papel ecológico dentro de la comunidad, sea como depredador o como presa. Esta actitud promueve un tremendo problema de descarte, denominado eufemísticamente *bycatch* (captura accidental de pesca). Al emplear grandes redes de deriva que abarcan kilómetros cuadrados de océano, los pescadores atrapan no sólo las especies comerciales que buscan sino también una amplia variedad de otro tipo de vida marina, entre las que se incluyen las tortugas marinas, los delfines y muchas otras especies. Los pescadores descartan las que no necesitan, devolviéndolas al mar. Sólo los peces que se descartan conforman la cuarta parte de la captura anual marina. En 1995, en la zona Noroeste del Pacífico, de las 27 toneladas de peces capturados, 9 toneladas fueron presas de captura accidental. Los efectos ecológicos de este *bycatch* pueden ser enormes. Debido a que gran parte del *bycatch* consiste en ejemplares jóvenes y de escaso tamaño de las especies comerciales, la práctica puede afectar seriamente el futuro de esas pesquerías. La eliminación o reducción de otras especies puede alterar la naturaleza de las interacciones dentro de la comunidad (véase el Apartado 17.3). Tales disturbios pueden afectar las cadenas tróficas de los ecosistemas oceánicos y alterar el funcionamiento del ecosistema pelágico.

La historia de la pesquería en el lago Erie ilustra este punto (Figura 27.22). Antes de la guerra de 1812, el lago, cuyas orillas eran poco habitadas, contenía abundante cantidad de pescado blanco (*Coregonus clupeaformis*), trucha de lago (*Salvelinus namaychush*), lucio azul (*Stizostedion vitreum*), lucioperca canadiense (*Stizostedion canadense*) y arenque de lago (*Coregunus artedii*). Después de la guerra, la población humana del lugar aumentó rápidamente y, de igual modo, creció la explotación de los recursos pesqueros. La pesquería de subsistencia se convirtió en una próspera industria hacia 1820. Durante los 70 años que siguieron, el rápido aumento en los transportes, los botes pesqueros, los

Cuantificando la ecología 27.1 | Rendimiento máximo sostenible

Cuando se extraen recursos renovables, el objetivo es equilibrar las ganancias económicas máximas mientras al mismo tiempo se permite la regeneración de los recursos para el futuro (sostenibilidad). El concepto de rendimiento sostenible requiere sólo que la tasa de extracción no supere a la tasa a la que el recurso pueda regenerarse (recuperarse a los niveles anteriores a la extración). Sin embargo, el que realiza la gestión de recursos generalmente busca identificar el rendimiento máximo sostenible: el mayor promedio de captura o rendimiento que puede tomarse de manera continuada de una reserva (población) bajo las condiciones ambientales existentes.

Consideremos una población de peces que crece del modo descrito por el modelo logístico de crecimiento de la población presentado en el Capítulo 10 (Apartado 10.10) y que va a ser capturada. Podemos incorporar el efecto de la pesca en la población (N) de un modo similar al que se utiliza para modelar la influencia de la depredación en las poblaciones presa (véase el Apartado 14.2)


Cambios en el tamaño de la población (dN) con cambios en el tiempo (dt)
Modelo logístico de crecimiento
Esfuerzo de la pesca
$dN/dt = [rN(1 - N/K)] - qEN$
Capturabilidad (término de eficiencia)
Tamaño de la población

Como en la depredación, la tasa de captura es el producto de tres términos: densidad de la presa (N, población de peces), una constante q que representa la eficiencia del depredador (capturabilidad) y un término que representa el esfuerzo pesquero, E. El esfuerzo pesquero (E) funciona como un sustituto de la densidad de depredadores, y tiene en cuenta factores, como el tamaño de la flota y la extensión de la temporada. El producto de capturabilidad y esfuerzo, qE, es la tasa de mortalidad pesquera; tiene la misma dimensión de r y cumplirá un importante papel en lo que sigue.

En ausencia de actividad pesquera, la población crecerá hasta la capacidad de carga (K) (Figura 27.20a). La relación entre la tasa de crecimiento de la población (dN/dt: el cambio en N durante el intervalo de tiempo t) y el tamaño de la población toma la forma de una parábola (Figura 27.20b). En una población de densidad cero, la tasa de crecimiento es asimismo cero. A medida que la densidad de la población se incrementa, la tasa de crecimiento de la población aumenta, alcanzando su máximo a una densidad de población de la mitad de la capacidad de carga (K/2), denominada *punto de inflexión*. A medida que la densidad continúa aumentando sobre este punto, la tasa de crecimiento de la población disminuye, llegando a cero, a medida que la densidad de la población se aproxima a la capacidad de carga ($N = K$).

Para mantener una captura sostenible, la tasa de crecimiento de la población de peces debe ser igual a la tasa de captura:

$$rN\,(1 - N/K) = qEN$$

Al resolver esta ecuación, veremos que tiene dos soluciones:

$$N^* = K\,(1 - qE/r)$$
$$N^* = 0$$

La segunda solución corresponde a la extinción de la población de peces.

Los valores de N^* para una población de peces con valores constantes de r y K variarán dependiendo del esfuerzo pesquero (qE). Utilizando los dos valores de N^* que corresponden a un esfuerzo pesquero determinado (valor de qE), podemos trazar una línea que representa la tasa de captura (qEN como una función de N) sobre el gráfico que se muestra en la Figura 27.20b (Figura 1a). Para valores de N superiores a N^* la tasa de captura (qEN) es mayor que la tasa de crecimiento de la población [$rN\,(1 - N/K)$] y la población disminuye. Si la tasa de captura es menor que la tasa de crecimiento de la población, la población aumenta (Figura 1b). En ambos ejemplos, la población vuelve a una densidad de N^*. Si seguimos incrementando el esfuerzo pesquero (mortalidad) llegamos finalmente a un punto en el que la tasa de captura supera a la tasa de crecimiento para todas las densidades (N) y la población se dirige hacia la extinción (Figura 1c). La relación entre N^* y el esfuerzo pesquero (qE) puede observarse en la Figura 2. Cuando el esfuerzo pesquero es cero, la población estará en la capacidad de carga (K). El límite superior del esfuerzo pesquero será cuando la tasa de mortalidad per capita debido al esfuerzo pesquero (qE) sea igual a la máxima tasa de crecimiento de la población per capita (r). Cada punto a lo largo de la línea que se muestra en la Figura 2 es el valor de N^* para un esfuerzo pesquero correspondiente (qE) en el cual la tasa de crecimiento de la población pesquera sea igual a la tasa de captura, condición para el desarrollo sostenible.

Por lo tanto, el desarrollo sostenible, Y, para cada punto es

$$Y = qEN^*$$

Utilizando esta ecuación, la relación entre el rendimiento y el esfuerzo se muestra en la Figura 3. El rendimiento inicialmente aumenta con el esfuerzo, llegando al **rendimiento máximo sostenible (RMS)**.

Un mayor incremento en el esfuerzo pesquero disminuirá el rendimiento a medida que la población sea sobreexplotada y se reduzca. En el rendimiento máximo sostenido, la captura disminuye la población hasta un nivel en el cual las reservas restantes pueden reponer la cantidad que se ha retirado antes del siguiente período de captura. ●

1. Basándose en los estudios (y ecuaciones) presentados arriba, ¿cómo podría influir la reducción de la capacidad de carga (K) de la población de peces en el valor del rendimiento máximo sostenible (suponiendo que los valores de r permanecen constantes?

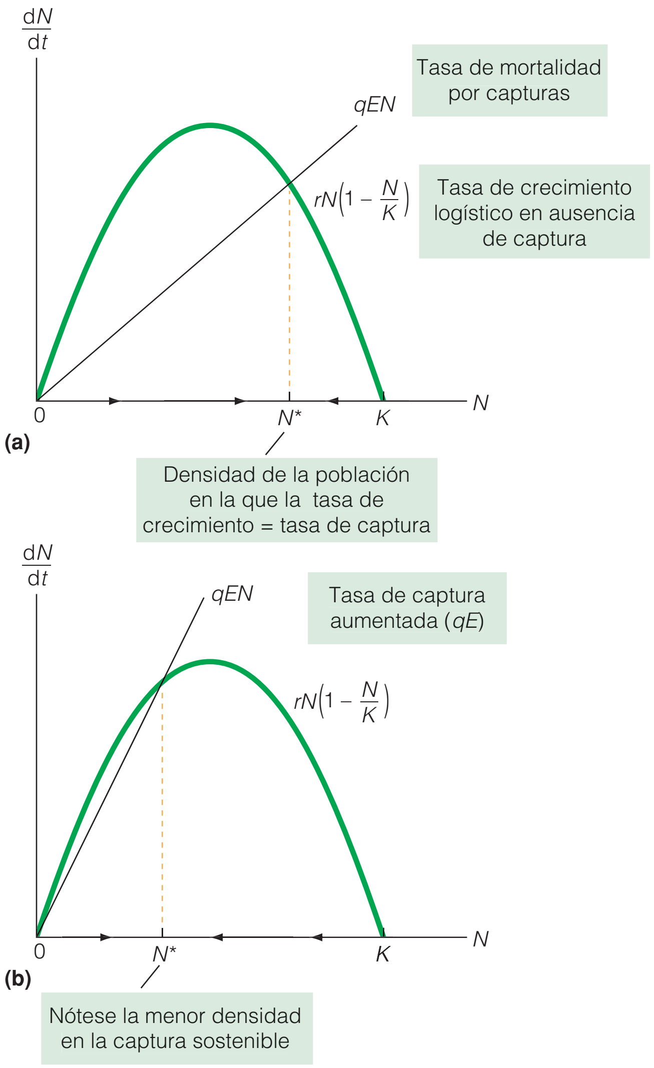


Figura 1 | **(a)** La relación entre la tasa de crecimiento de la población y la densidad de la población d*N*/d*t* para los dos componentes del modelo de población de peces con captura: crecimiento logístico de la población [$rN\,(1\text{-}N/K)$] y mortalidad debido a la captura (*qEN)*. La línea que describe la captura supone un valor dado para el esfuerzo pesquero (*qE*). La densidad de la población a la cual la tasa de crecimiento es igual a la tasa de captura (captura sostenible) está marcada como N^* sobre el eje *x*. Para las densidades de población superiores a N^* la captura supera a la tasa de crecimiento y la población disminuye. Para las densidades inferiores a N^*, la tasa de crecimiento de la población supera a la tasa de captura y la densidad aumenta. **(b)** A medida que el esfuerzo pesquero (valor de *qE*) aumenta, la densidad correspondiente de la población disminuye.

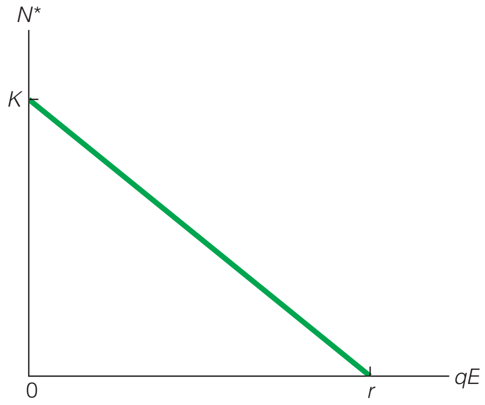


Figura 2 | Relación entre el esfuerzo pesquero y la densidad de población correspondiente en el rendimiento sostenible, N^*. Cuando el esfuerzo pesquero (*qE)* es muy bajo, o corresponde a cero (no hay pesca) la población se acercará a la capacidad de carga (*K*). La densidad de la población en el rendimiento sostenible disminuye a medida que el esfuerzo pesquero aumenta. Para que el rendimiento sostenible se produzca, la tasa de captura no puede superar a la tasa máxima (intrínseca) de crecimiento de la población definida por *r*.

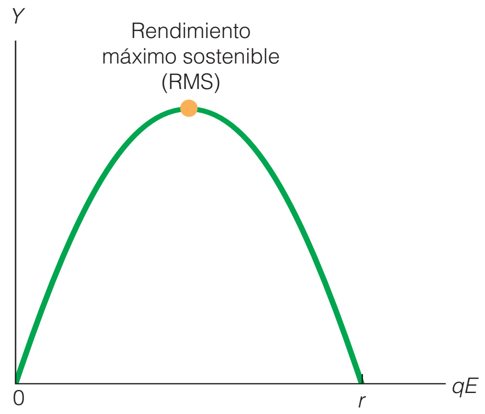


Figura 3 | Relación entre el esfuerzo pesquero (*qE*) y el rendimiento (*Y*) bajo condiciones de rendimiento sostenible ($Y = qEN^*$). La relación toma la forma de una parábola. Un incremento en el esfuerzo aumenta el rendimiento sostenible hasta un punto. Un mayor incremento en el esfuerzo disminuye el rendimiento mientras las reservas N^* se vuelven cada vez más sobreexplotadas y reducidas. El valor máximo de *Y* (y el valor de esfuerzo correspondiente) es el rendimiento máximo sostenible (RMS).

2. Suponiendo que la capacidad de carga (*K*) permanece constante, ¿cómo un incremento en *r* (tasa intrínseca de crecimiento) influiría en el valor del esfuerzo pesquero (*qE*) en el rendimiento máximo sostenible?

Cuantificando la ecología 27.2 | Descontando el futuro

La mayoría de nosotros estamos familiarizados con el concepto de tasas de interés. Si invertimos dinero como ahorro o en reservas, esperamos algún retorno futuro sobre esas inversiones. La tasa de retorno se denomina tasa de inversión, *i*. Podemos calcular el valor o los beneficios futuros (*B*) de nuestras inversiones utilizando el enfoque simple que se explica a continuación:

Supongamos que invertimos 100$ a un tipo de interés del 10 por ciento (expresado como 0,1). Podemos calcular nuestro benefico esperado un año después, B_1 (el valor futuro de nuestra inversión inicial de 100$), utilizando la siguiente ecuación:

Valor actual

Tasa de interés

Valor futuro

$$VA(1 + i) = B_1$$

El subíndice 1 se refiere al tiempo futuro: 1 año

El valor de nuestra inversión inicial después de 1 año es de 110$.

Este mismo enfoque puede utilizarse en el caso contrario, para calcular el valor presente de algún beneficio esperado en el futuro. Digamos, por ejemplo, que usted espera que le paguen 100$ dentro de un año. ¿Cuál es el valor actual de ese beneficio (100$) que usted recibirá en el futuro? Nos referimos a este procedimiento como descuento, y la tasa de interés ahora se denomina tasa de descuento *r*. (Como estudiaremos más adelante, la tasa de descuento no siempre es la misma que la tasa de interés). Ahora podemos reacomodar la ecuación presentada anteriormente para calcular el valor actual:

r es la tasa de descuento

$$VA = B_1/(1 + r)$$

$$90{,}91 = 100/(1 + 0{,}1)$$

En otras palabras, los 100$ que usted recibirá el año próximo tienen sólo un valor aproximado de 91$ a día de hoy (valor actual). ¿A qué se debe esto? Como hemos calculado anteriormente, 100$ invertidos hoy, valdrán 110$ el año próximo. Usted habría recibido un beneficio de 110$ al año siguiente por el valor actual de 100$.

El proceso de calcular el valor actual de algún beneficio futuro puede llevarse a cabo para cualquier período de tiempo en el futuro, generalizando la ecuación presentada anteriormente.

t es el número de años en el futuro

$$VA = B_1/(1 + r)^t$$

Ahora podemos utilizar el enfoque del descuento para calcular el valor actual de los beneficios esperado en determinada cantidad de años. Suponiendo que esperamos recibir un beneficio de 100$ por cada uno de los próximos 3 años.

Año 1

Año 2

Año 3

$$VA = B_1/(1 + r)^1 + B_2/(1 + r)^2 + B_3/(1 + r)^3$$

$$248{,}68 = 90{,}91 + 82{,}64 + 75{,}13$$

El procedimiento de descuento es una importante herramienta en la toma de decisiones económicas, en las

planes y técnicas de explotación y un mercado en expansión aumentaron la tasa promedio de la captura al 20 por ciento anual. Hacia 1890, este rápido desarrollo de la captura se aminoró con la disminución de las reservas. Sin embargo, un aumento en la intensidad de la pesquería, las mejoras en los equipamientos y el importante ingreso de capitales mantuvieron el nivel de captura hasta fines de la década de los 50.

El primero en desaparecer fue el esturión de lago (*Acipenser fulvescens*) que en un principio se pescaba y se quemaba en las costas, debido a que destruían las redes de pesca. Más tarde fue explotado como un pescado de mercado, junto con la trucha de lago y el pescado blanco. La intensidad de la pesca creció con los incentivos para aumentar la producción durante la Primera Guerra Mundial y la introducción de una red de deriva, que podía dejarse en el agua durante mucho más tiempo, haciendo la pesca más intensa que nunca. Ahora el ojizarco (*Stizostedion vitreum vitreum*), el lucio del Norte y la perca amarilla (*Perca flavescens*) se unieron a las filas de las especies explotadas en exceso. Hacia 1960, las reservas de ojizarco y lucio azul, habían disminuido comercialmente. La pesca ahora estaba dominada por la perca amarilla.

que los beneficios se obtienen durante un largo periodo. Por ejemplo, podemos comparar tres proyectos alternativos que proporcionan los mismos beneficios totales en un período de 5 años (150$) pero que difieren en el momento en que los beneficios se hacen efectivos. En el proyecto A, los beneficios se cargan al comienzo y van disminuyendo en los años futuros. En el proyecto B, los beneficios se distribuyen uniformemente a lo largo de los 5 años. En el proyecto C, los beneficios se cargan al final, y se incrementan a medida que el proyecto progresa. Utilizando la tasa de descuento de 0,1 y la fórmula ya presentada, podemos calcular el valor actual (VA) de cada uno de estos proyectos.

Beneficio neto ($) por año *t*

t =	1	2	3	4	5	Valor actual combinado
Proyecto A	50	40	30	20	10	120,93
Proyecto B	30	30	30	30	30	113,72
Proyecto C	10	20	30	40	50	106,52

De este ejemplo surgen dos puntos importantes a tener en cuenta. Primero, la alternativa que ofrece los mayores beneficios más rápidamente en el proyecto (Proyecto A) es económicamente superior a la alternativa que ofrece un beneficio sostenido a lo largo de la vida del proyecto (Proyecto B). Desgraciadamente, en general este es el caso cuando analizamos la economía de la recolección de recursos renovables. Obtener los beneficios más temprano, con una captura más intensa, es la alternativa económicamente más atractiva cuando los beneficios pueden invertirse para proporcionar una fuente futura de ingresos.

El segundo punto importante que se deduce de este ejemplo es que la alternativa que aplaza los beneficios hasta un momento posterior en el proyecto (Proyecto C) es la elección menos atractiva desde el punto de vista económico. De esta forma, la práctica de descuento tiene sus consecuencias importantes en las generaciones futuras. En la evaluación de proyectos alternativos los que toman las decisiones generalmente no suelen considerar aquellos que acumulan beneficios para las generaciones futuras cuando se los comparan con aquellos que benefician a las presentes.

La práctica del descuento es una herramienta económica fundamental y crítica para la evaluación de las opciones de inversión; sin embargo, aún deben desarrollarse algunos métodos para incluir beneficios que no son siempre fácilmente cuantificables y para considerar explícitamente los costes y beneficios de las actividades actuales para las generaciones futuras. ●

1. ¿Cuál es el efecto de incrementar la tasa de descuento sobre el valor actual de un beneficio esperable (futuro)?
2. ¿De qué modo cambiaría una reducción en la tasa de descuento del 10% (0,1) al 5% (0,05) el análisis presentado para los tres proyectos en la tabla presentada anteriormente? (Complete los cálculos utilizando las ecuaciones para VA presentadas anteriormente).

Además del estrés, en el lago había contaminación. Los desechos industriales, agrícolas y urbanos, los contaminantes tóxicos, los biocidas y los residuos líquidos de las urbanizaciones costeras hicieron desaparecer el fitoplancton que sostenía la vida de los peces. Una invasión de eperlano arco iris (*Osmerus mordax*), un pez anádromo del Atlántico y Pacífico Norte que había sido introducido por primera vez al Lago Michigan en 1912, dio el golpe final. Los eperlanos jóvenes se alimentaban del plancton y los crustáceos y los más viejos de peces pequeños. A su vez, el eperlano es una presa codiciada por las truchas de lago, el lucio del Norte, el ojizarco y el lucioperca canadiense. Con la diezma de esas especies, el eperlano se propagó rápidamente y llegó a ser el depredador de las jóvenes reservas que quedaron. Si la invasión de eperlano arco iris se hubiera frenado y la pesca hubiera estado regulada, las especies comerciales preferidas aún estarían disponibles en un número en el que se las podría capturar.

La historia de la pesquería de los Grandes Lagos es un microcosmos de la historia de las pesquerías marinas. Ciertas reservas de pescados, tales como la de la sardina del Pacífico, el hipogloso del Atlántico (*Hippoglossus hippoglossus*), el bacalao del Atlántico y la anchoa peruana (*Engraulis ringens*) han sido explotadas hasta la extinción comercial, causando daños ecológicos y económicos. La triste situación de las ballenas es otro ejemplo de disminución de capturas seguida de una intensidad aumentada de la caza, se hizo posible gracias a un mayor ingreso de capitales y a los avances tecnológicos tales como los barcos factoría y las flotas de cazadores. A pesar de las advertencias de sobreexplotación, la plaza del mercado y los beneficios a corto plazo dictaron las acciones a realizar.

27.12 | La economía es un factor clave que dirige la gestión de los recursos

Aunque una gran porción de la población humana produce sus propios alimentos y productos forestales (como la madera para combustible) a través de la agricultura, la pesca y la recolección de subsistencia, estos recursos humanos esenciales ahora forman parte del mercado global, originado en las ventas y en la obtención de beneficios. Como tal, las consideraciones económicas son fundamentales en la producción y la utilización de los recursos naturales.

Una herramienta de la economía fundamental que se utiliza en la toma de decisiones relacionadas con la producción y la utilización de los recursos naturales en el análisis de la relación coste-beneficio. Un **análisis de costes y beneficios** implica la medición, la suma y la comparación de todos los beneficios y todos los costes de un proyecto o actividad en particular. Por ejemplo, si a un agricultor le cuesta 100$ por hectárea producir maíz durante este año, y el valor esperado es de 200$ por hectárea, los beneficios (200 $) superarán a los costes (100$) y la decisión más probable será plantar el maíz. Sin embargo, si el maíz producido por hectárea fue sólo valorado en 80$, los costes superan los beneficios y es improbable que el agricultor plante maíz en sus campos e incurra en una pérdida. En este ejemplo, el valor económico de los costes y de los beneficios puede compararse directamente debido a que tanto los costes (gastos) como los beneficios (ingresos) se producen durante el mismo período, el año en que el cultivo de maíz se planta y se cosecha. Cuando los costes y los beneficios se extienden por un período mucho más prolongado, es necesario utilizar un procedimiento denominado descuento.

El **descuento** es una técnica empleada para sumar y comparar costes y beneficios que se producen en diferentes momentos. Es una de las principales fuerzas conductoras en la economía de la utilización de los recursos naturales y, desafortunadamente, con frecuencia va contra los objetivos de la utilización sostenible de los recursos. El problema surge debido a que en la agricultura, la industrial forestal y la pesquería existen costes iniciales sustanciales relacionados con la adquisición de las tierras, del equipamiento, los permisos, etc. Entonces, estos costes deben evaluarse comparándolos con las ganancias futuras esperables provenientes de la producción y la cosecha de los recursos naturales (granos, árboles o pescados). Como todos sabemos, un dólar que se ganará en el futuro no tiene el mismo valor que un dólar en mano. La inflación deprecia el valor de las ganancias futuras. Además, un dólar invertido hoy vale más en el futuro como resultado de los intereses compuestos. Por lo tanto, al comparar los costes del día de hoy con los beneficios esperables (ingresos) en el futuro, estos beneficios deben descontarse (véase Cuantificando la ecología: Descontando el futuro) para reflejar el valor reducido de los dólares futuros. Cuando esto se lleva a cabo en actividades como la tala de bosques o la captura pesquera, el resultado de esta comparación generalmente lleva a la conclusión de que resulta económicamente más ventajoso «sobreexplotar» los recursos ahora e invertir los beneficios resultantes, más que cosechar los recursos de un modo sostenible durante un período mucho más prolongado de tiempo.

En 1973, el economista Colin W. Clark abordó este tema de manera persuasiva para el caso de la ballena azul *Balaenopterus musculus*. Con sus más de 35 metros de largo y con un peso de más de 150 toneladas al completar su madurez, la ballena azul es el animal más grande que existe sobre la tierra o el mar. También se encuentra entre las especies más fáciles de cazar y matar. Más de 300.000 ballenas azules fueron capturadas durante el siglo XX y el pico de la captura, con más de 29.000 ejemplares ocurrió en la temporada 1930-1931. A comienzos de la década de 1870, la población se había reducido a algunos cientos de ejemplares. Aunque se llevaron a cabo negociaciones internacionales para tratar el problema de la sobrepesca y estudiar políticas regulatorias potenciales, hubo cierto número de países especialmente entusiasmados en continuar con la cacería, aún a riesgo de la extinción total. De modo que Clark preguntó cuál de las prácticas daría más beneficios, si suspender la caza y dejar que las ballenas azules se recuperan en número y luego capturarlas de manera sostenible en el futuro, o matar el resto tan rápido como fuera posible e invertir las ganancias en bolsa. La problemática respuesta fue que si las ballenas podían lograr una tasa anual de retorno en sus inversiones del 20 por ciento o más, sería económicamente ventajoso capturar a todas las ballenas azules al mismo tiempo e invertir los beneficios.

El problema con este enfoque puramente económico de la evaluación de los recursos naturales es que el valor de la ballena azul se basa sólo en las medidas que son relevantes en cuanto al mercado existente, es decir, al precio actual por unidad de peso de la carne y el aceite de ballena. Aquí no se consideran otros servicios que ofrece la ballena azul, como el ecoturismo (avistamiento de ballenas) ni tiene en cuenta el valor de la ballena azul para las generaciones futuras. Pero quizás lo más importante es ver a las ballenas azules, a los árboles y aún a todo un ecosistema como carente de valor más allá del calculado en términos económicos.

Un segundo concepto importante en economía que es esencial para la comprensión del uso sostenible de los recursos naturales es el de las externalidades. Las **externalidades** se producen cuando las acciones de un individuo (o grupo de individuos) afectan al bienestar de otros individuos, pero los costes (o beneficios) relevantes no se reflejan en los precios de mercado. Por ejemplo, si una compañía maderera realiza la corta a matarrasa en un área del bosque, esto bien puede tener consecuencias ambientales adversas sobre las áreas adyacentes. La erosión puede transportar el limo hacia arroyos y ríos adyacentes. Los fertilizantes y pesticidas utilizados como parte de la preparación de un sitio pueden del mismo modo llegar hasta las aguas superficiales y profundas. El resultado puede ser la disminución en la calidad del agua, lo que puede afectar al agua potable, el valor recreativo de los cursos de agua y la vida de las plantas y animales acuáticos. Aunque los costes económicos de estos impactos generalmente pueden cuantificarse, estos costes no son devengados por las compañías madereras. Se trata de externalidades o costes que no se reflejan en los precios de mercado. La compañía maderera recoge los beneficios monetarios de los árboles que se han talado, pero los costes ambientales que resultan de la tala de esos árboles se pasan al público. Si estos costes externos fueran incluidos en el análisis de costes asociado con la cosecha maderera, los beneficios (ganancias) podrían ya no superar los costes y la corta a matarrasa no se llevaría a cabo. Otra opción es pasar esos costes al consumidor y reflejar los costes reales de los bienes y servicios.

En las últimas décadas se ha visto el surgimiento de una nueva disciplina en el campo de la economía: la **economía ambiental**. El objetivo de la economía ambiental es estudiar los problemas ambientales con la perspectiva y las herramientas analíticas, como las que ya se han presentado. La incorporación de los principios económicos al proceso de toma de decisiones ambientales es fundamental. Hasta que el verdadero valor de los recursos naturales y los costes de su extracción y su utilización puedan comprenderse e incorporarse a las decisiones económicas, el manejo sostenible y la utilización de los recursos naturales parece improbable.

Resumen

El uso de los recursos sostenibles (27.1)

En su forma más simple, la limitación del uso de los recursos sostenibles es el de la oferta y la demanda. Para que la explotación de recursos sea sostenible, la tasa a la que el recurso se utiliza (tasa de consumo) no debe superar a la tasa a la que el recurso se suministra (tasa de regeneración). De lo contrario, la cantidad de recursos disminuye a lo largo del tiempo. Si los recursos no son renovables, entonces por definición su uso es no sostenible y la tasa de recursos disminuye como función de la tasa a la que el recurso es captado y utilizado.

Impactos negativos de la extracción y utilización de los recursos (27.2)

El uso de los recursos sostenibles también puede estar indirectamente limitado como consecuencia de los impactos negativos que surgen de la utilización, la extracción y el uso de los recursos. Los desechos domésticos, industriales y agrícolas son un tema ambiental en desarrollo con implicaciones tanto en los ecosistemas como en la salud humana. Los desechos y los subproductos de la producción, con frecuencia contaminan el ambiente (aire, agua y suelo) con sustancias y contaminantes nocivos.

Ecosistemas naturales (27.3)

Cuando intentamos utilizar y recolectar recursos naturales de un modo sostenible, estamos intentando de muchos modos imitar la función de los ecosistemas naturales. Los ecosistemas naturales funcionan como unidades sostenibles.

Agricultura y energía (27.4)

No importa cuáles sean los cultivos plantados o el método de cultivo utilizado. La agricultura implica el reemplazo de diferentes ecosistemas naturales por una comunidad que consiste en una especie simple o con una mezcla de cultivos. Aunque se llevan a cabo una amplia variedad de prácticas agrícolas en todo el mundo, la producción agrícola puede clasificarse en una de dos amplias categorías: la industrializada y la tradicional.

La agricultura industrializada depende de los grandes ingresos de energía en forma de combustibles fósiles, fertilizantes químicos, sistemas de irrigación y pesticidas. Aunque demanda energía, esta forma de agricultura produce grandes cantidades de cultivos y animales de cría por unidad de área de tierra. La agricultura tradicional está dominada por la agricultura de subsistencia en la que principalmente la mano de obra y los animales de arrastre se utilizan para producir sólo la cantidad suficiente de cultivos o ganado para la supervivencia de una familia.

Agricultura de roza y quema (27.5)

Este método tradicional de producción en el la zona húmeda de los trópicos es la agricultura de roza y quema, una técnica de rotación de cultivos en la que los árboles primeramente son cortado y quemados con el objeto de despejar la zona para la plantación. Se plantan los cultivos, pero la producción disminuye con cada cosecha sucesiva. Entonces la parcela es abandonada y se permite el reestablecimiento del bosque. Finalmente, el status de nutrientes del lugar se recupera, y puede utilizarse para cultivos una vez más.

Agricultura industrializada (27.6)

En la agricultura industrial, las maquinarias y la energía proveniente del combustible fósil reemplazando a la energía humana y a los animales de arrastre de los sistemas de cultivo tradicionales. La mecanización requiere grandes extensiones de terreno para que la maquinaria operen efectivamente, y como los diferentes cultivos requieren equipos especializados para la plantación y la cosecha, generalmente los agricultores plantan una o unas pocas variedades de cultivo, una estación tras otra. El cultivo y la retirada de la materia orgánica en el momento de la cosecha tienen el efecto de reducir el estatus de nutrientes del suelo y de favorecer la erosión. Para mantener la productividad, deben utilizarse gran cantidad de fertilizantes y pesticidas químicos.

Compromisos en la producción agrícola (27.7)

Los dos sistemas agrícolas bien diferentes, el tradicional (de roza y quema) y el industrializado representan un compromiso entre el ingreso de energía en la producción y la recolección de la energía en los recursos alimentarios. La agricultura industrial produce altos rendimientos por hectárea a expensas de los grandes ingresos de energía en forma de combustibles fósiles, fertilizantes y pesticidas. Cada uno de estos ingresos produce impactos ambientales graves. Por el contrario, en los sistemas agrícolas tradicionales, el rendimiento es menor, pero su energía es más eficiente ya que rinden una cantidad mayor de energía en cultivos por unidad de ingresos de energía en producción de cultivos.

Agricultura sostenible (27.8)

El término *agricultura sostenible* se refiere a un concepto de mantenimiento de la producción agrícola que minimiza los impactos ambientales, más que a un conjunto cuantitativo de criterios. Implica el uso de métodos agrícolas que conservan los recursos agua y suelo, reducen el uso de pesticidas y utilizan fuentes alternativas (en el lugar) de fertilizantes.

Ingeniería forestal (27.9)

El objetivo del rendimiento sostenible dentro de la ingeniería forestal es lograr un equilibrio entre el crecimiento neto y la tala. Para lograrlo, los trabajadores forestales tienen un conjunto de técnicas de silvicultura y tala desde la corta a matarrasa hasta la corta selectiva. Para que un sitio sea considerado económicamente favorable para la tala, el límite mínimo del volumen cosechable debe ser suficiente como para que el bosque vuelva a ganar el nivel de biomasa que tenía en el momento previo a la tala.

La tala de árboles y las alteraciones en el sitio posteriores a la tala, dan como resultado pérdidas de nutrientes en el lugar. Para mantener la productividad, generalmente es necesario fertilizar el sitio, lo que puede conducir a mayores pérdidas de nutrientes desde el sitio hasta los ecosistemas acuáticos adyacentes.

Pesquerías (27.10)

El objetivo de la captura sostenible a largo plazo ha sido el pilar de la ciencia de la pesquería en la mitad del siglo pasado. El concepto fundamental de la captura sostenible es el modelo logístico de crecimiento de la población, en el cual la tasa de crecimiento de la población es más elevada en las densidades de población intermedias. La visión clave de este modelo es que las pesquerías pueden optimizar la captura de una especie en particular si mantienen a la población dentro de un nivel intermedio y capturan a las especies a una tasa igual a la del crecimiento anual. Esta estrategia se ha denominado rendimiento máximo sostenible. En la práctica, este concepto es difícil de lograr, ya que requiere el conocimiento en detalle de la estructura de la población y de la dinámica de las especies que van a capturarse.

Enfoque de ecosistema (27.11)

Un problema que se presenta con el concepto de captura sostenible es que la utilización tradicional de la población, especialmente la que realizan las pesquerías, considera las reservas de cada especie como unidades biológicas individuales más que componentes de un sistema ecológico mayor. Cada reserva se controla para proporcionar el máximo retorno económico y se pasa por alto la necesidad de dejar que cierta porción de la población continúe con su función ecológica dentro de la comunidad.

Economía ambiental (27.12)

Una herramienta importante de la economía que se utiliza en la toma de decisiones relacionadas con la producción y la utilización de los recursos naturales es el análisis de la relación coste-beneficio. Este análisis implica la medición, la suma y la comparación de todos los beneficios y costes de un proyecto o actividad particular. Cuando los costes y los beneficios se extienden por un período de tiempo más prolongado, es necesario utilizar un procedimiento denominado descuento. En este procedimiento, aquellos beneficios obtenidos en el futuro deben ser descontados para reflejar el valor reducido de los dólares futuros. Los descuentos generalmente conducen a elecciones económicas que van contra el rendimiento sostenible.

Las externalidades se producen cuando las acciones de un individuo (o grupo de individuos afecta al bienestar de otro individuo, pero los costes relevantes (o beneficios) no se reflejan en los precios de mercado. Las externalidades son importantes para evaluar los métodos de extracción de los recursos sostenibles debido a que los costes reales de producción (contaminación, degradación del hábitat y los impactos negativos sobre la salud humana) no son habitualmente incorporados en la estructura de precios, de modo que no es considerado el coste real de la actividad o recurso.

Preguntas de estudio

1. ¿Qué relación debe existir entre la tasas de suministro y consumo para que el consumo de un recurso sea sostenible?

2. Compare los recursos renovables y no renovables en el contexto del uso sostenible de los recursos.

3. ¿De qué modo puede el uso sostenible de los recursos estar limitado indirectamente por consecuencias adversas a partir de la gestión, extracción y consumo de recursos? Ponga ejemplos.

4. Compare el método tradicional con el método agrícola industrializado. ¿Cuáles son los principales ingresos de energía (por producción) para cada uno?

5. ¿Qué método agrícola (industrial o tradicional) produce el mayor rendimiento de cultivos por unidad de superficie?

6. Mencione algunos métodos o prácticas que puedan funcionar para incrementar la sostenibilidad de la producción agrícola industrializada actual.

7. ¿Qué es el rendimiento sostenible? ¿A qué se denomina rendimiento máximo sostenible? ¿Qué diferencias existen entre estos dos conceptos?

8. Identifique y explique dos fuentes de pérdida de nutrientes durante la gestión y la tala forestal.

9. ¿Por qué es importante abordar a la comunidad en la gestión de las pesquerías, más que abordar la gestión y la captura de cada especie de manera aislada?

10. ¿Por qué los economistas descuentan los beneficios futuros? ¿Cuál es la consecuencia de realizar descuentos en la gestión de recursos sostenible?

11. ¿Por qué la contaminación del aire ocasionada por las plantas cuya energía proviene de la combustión del carbón es una externalidad?

Bibliografía adicional

Daily, G., ed. 1997. *Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems*. Washington, D.C.: Island Press.

En este excelente libro, un grupo de eminentes científicos explica en términos simples el papel fundamental que tienen los ecosistemas naturales en la satisfacción de las necesidades humanas básicas.

Gliessman, S. R., ed. 1990. *Agroecology: Researching the ecological basis for sustainable agriculture*. Ecological Studies Series no. 78. New York: Springer-Verlag.

Este libro ofrece ejemplos de sistemas agrícolas que se emplean en diferentes partes del mundo, tanto en zonas tropicales como templadas y las cuestiones de la ecología asociadas a la producción agrícola.

Jenkins, M. B., ed. 1998. *The business of sustainable forestry: Case studies*. Chicago: J.D. y K.T. MacArthur Foundation.

Este excelente volumen integra y analiza una serie de 21 estudios de casos que ofrecen una instantánea integral de los negocios dentro de la industria forestal sostenible, las prácticas técnicas y tecnologías de utilización en la actualidad.

Orians, G., ed. 1986. *Ecological knowledge and environmental problem solving*. Washington, D.C.: National Academy Press.

Una excelente introducción a la aplicación de la ciencia de la ecología dirigida a los problemas ambientales; excelente relato de estudio de casos relacionados con la industria forestal y pesquera sostenible.

Pesek, J., ed. 1989. *Alternative agriculture*. Washington, D.C.: National Academy Press.

Este volumen incluye 11 estudios de casos que describen en detalle las prácticas y los resultados de los sistemas agrícolas alternativos en los Estados Unidos.

Capítulo 28 | Pérdida del hábitat, biodiversidad y conservación

28.1 La destrucción del hábitat es la causa principal de las extinciones de especies actuales
28.2 Las especies exóticas introducidas por los humanos constituyen una amenaza para muchas especies nativas
28.3 Las especies difieren en la susceptibilidad a la extinción
28.4 La identificación de especies amenazadas resulta fundamental para los esfuerzos de conservación
28.5 Las regiones de alta diversidad de especies son de particular importancia
28.6 La protección de poblaciones es crucial para los esfuerzos de conservación
28.7 El reestablecimiento de poblaciones mediante la reintroducción resulta necesario para algunas especies
28.8 La conservación de hábitats sirve para proteger comunidades enteras
28.9 La conservación de hábitats implica el establecimiento de áreas protegidas
28.10 La restauración de hábitats suele ser necesaria para el esfuerzo de conservación
28.11 La ética ambiental es el núcleo de la conservación

Los científicos creen que, hace aproximadamente 65 millones de años, a finales del período cretácico, en la región de la península de Yucatán, un enorme meteorito impactó contra la superficie terrestre dejando un cráter de 180 km de diámetro bajo las aguas del Caribe. Las pruebas de las muestras de sedimentos de aguas profundas revelan un notable registro del impacto del meteorito y los detritos resultantes. Éstos últimos, expelidos a grandes alturas en la atmósfera, pudieron haber desencadenado un descenso importante en la temperatura de la Tierra. Los científicos ahora creen que la colisión de este enorme asteroide o cometa fue en gran parte el responsable de producir la extinción del 70 por ciento de las especies que habitaban la Tierra en ese momento, incluyendo a los dinosaurios. En el siguiente período, las diversas especies que finalmente pasarían a dominar los océanos y la superficie terrestre diferían notablemente de los habitantes previos.

Los paleontólogos se refieren a la pérdida de especies a finales del cretácico como un «incidente de extinción masiva». No fue el único incidente de ese tipo, dado que la Tierra ha pasado por varias extinciones masivas, como la que se produjo durante el pérmico (hace 250 millones de años) cuando más del 50 por ciento de las especies de la Tierra desaparecieron del registro de fósiles, incluyendo el 96 por ciento de las especies marinas (véase el Apartado 26.2 y la Figura 26.5). El registro fósil muestra que estos incidentes de extinción masiva modifican el curso de la evolución, induciendo un cambio brusco en los tipos de organismos que habitan el planeta.

En la actualidad la Tierra se encuentra en un proceso de extinción masiva comparable a los anteriores, con una pérdida de especies anual estimada en torno a los miles. La extinción masiva actual, sin embargo, difiere de las anteriores debido a que el motivo no radica en factores extraterrestres, como un meteoro o cometa, o en cambios en el nivel del mar o el clima, sino que la destrucción se debe a las actividades humanas.

En el pasado reciente de Norteamérica, por ejemplo, la caza de alimento y otros bienes ha llevado a la extinción de diversas especies de mamíferos y aves. La caza ha ocasionado la exterminación de mamíferos marinos como la vaca marina de Steller (extinguida en torno a 1767), el visón marino de Nueva Inglaterra (alrededor de 1880) y la foca monje del Caribe (alrededor de 1952). A escala global, la matanza indiscriminada ha sido la causa principal de casi todas las 46 extinciones modernas de mamíferos terrestres de gran tamaño. En el caso de las aves, alrededor del 15 por ciento de las 88 extinciones de especies actuales y 83 extinciones de subespecies se han atribuido a la matanza indiscriminada de éstas. Algunas especies afectadas incluyen el alca imperial (1844) y la paloma migratoria (1914). En otros casos, la matanza indiscriminada ha sido producto de la creencia errónea de que determinada especie salvaje era una amenaza para los jardines o animales domésticos. Las víctimas de esta creencia incluyen la cotorra de Carolina, la única cotorra originaria de los Estados Unidos (1914).

Cuando se comparan con las tasas actuales de extinción de especies, no obstante, la cantidad de especies extinguidas a causa de la caza y la explotación excesiva es relativamente menor. Sin lugar a dudas, la mayor amenaza a la diversidad biológica de la Tierra es la alteración y la destrucción del hábitat.

28.1 | La destrucción del hábitat es la causa principal de las extinciones de especies actuales

La causa principal de las extinciones de especies radica en la destrucción del hábitat que se produce a causa de la expansión de las poblaciones y actividades humanas. Históricamente, la mayor causa de transformación del suelo ha sido la expansión de las tierras agrícolas para atender a las demandas de una población humana en crecimiento (véase la Figura 27.1).

Según la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (Evaluación de los Recursos Forestales Globales 2000), la pérdida neta de superficies forestales a escala global durante la década de 1990 se ubicó en torno a los 94 millones de hectáreas: una superficie equivalente al 2,4 por ciento de los bosques totales del mundo (Figura 28.1). Sin embargo, las estadísticas a escala mundial no muestran las diferencias significativas que existen en los cambios en la cubierta forestal de distintas regiones y países. Las tasas de deforestación netas fueron más elevadas en África Occidental y Sudamérica, seguidas de Asia, en particular el Sudeste asiático. Los 10 países que perdieron la mayor cantidad de cubierta forestal primaria durante la década entre 1990 y 2000 se enumeran en la Tabla 28.1.

Las regiones tropicales del mundo han sido el foco de atención principal, debido a la desproporcionadamente elevada diversidad de especies (véase el Apartado 26.3) y las presiones de las crecientes poblaciones y el desarrollo económico. La destrucción de la selva tropical se ha vuelto casi un sinónimo del declive de la biodiversidad. A escala mundial, cada año se pierden hasta 140.000 km^2 de selvas tropicales. En la región del Amazonas de Brasil, la tasa de tala forestal durante la década de los 80 superó el 1 por ciento

Distribución mundial de los bosques originales y restantes

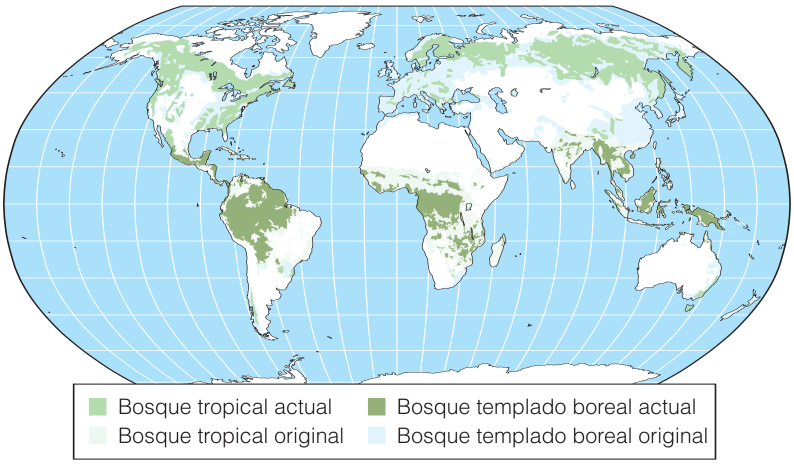

🟩 Bosque tropical actual
▢ Bosque tropical original
🟩 Bosque templado boreal actual
▢ Bosque templado boreal original

Figura 28.1 | A nivel global, ha desaparecido alrededor de la mitad de los bosques que existían bajo las condiciones climáticas modernas (postpleistocénicas) y con anterioridad a la expansión de la influencia humana, en gran parte debido al impacto de las actividades humanas. (Adaptado de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.)

Tabla 28.1 | **Cambios en la cubierta forestal durante el período de 1990 a 2000. Los países enumerados representan los 10 mayores en términos de la superficie total de bosques aclarados en dicho período**

País	Bosques totales 1990 ha × 10^6	Bosques totales 2000 ha × 10^6	Cambio en la cubierta forestal (1990-2000) Cambio anual ha × 10^6	Tasa anual de cambio (%)
Brasil	566.998	543.905	–2309	–0,4
Indonesia	118.110	104.986	–1.312	–1,2
Sudán	71.216	61.627	–959	–1,4
Zambia	39.755	31.246	–851	–2,4
Méjico	61.511	55.205	–631	–1,1
República democrática del Congo	140.531	135.207	–532	–0,4
Birmania	39.588	34.419	–517	–1,4
Nigeria	17.501	13.517	–398	–2,6
Zimbawe	22.239	19.040	–320	–1,5
Argentina	37.499	34.648	–285	–0,8

Fuente: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO).

anual y, teniendo en cuenta sólo esta región, la extensión de bosques disminuyó de 1 millón de km^2 a poco más de 50.000 km^2 en la actualidad. La tala de bosques en Madagascar ha ocasionado la destrucción de más del 90 por ciento de la cubierta forestal original (Figura 28.2). Del mismo modo, desde 1960 el 95 por ciento de la cubierta de selva tropical lluviosa en el este de Ecuador (al Oeste de los Andes) ha sido destruido.

La cantidad de bosques por sí sola constituye un indicador poco adecuado del estado de un ecosistema forestal desde el punto de vista de la conservación, dado que la mayoría de los bosques del mundo se encuentran altamente fragmentados y se enfrentan a una presión permanente de las actividades humanas. Si bien la deforestación está ampliamente reconocida como uno de los principales desafíos para la conservación el problema relacionado de la fragmentación del hábitat no ha recibido la misma atención. A medida que se incrementan las presiones humanas sobre los bosques templados y tropicales, las áreas que en el pasado solían ser bosques de forma permanente se vuelven cada vez más fragmentadas (Figura 28.3; véase también el Capítulo 19).

Los cambios en el uso de la tierra que ocasionan esta destrucción y extinción a gran escala no se limitan a las regiones tropicales húmedas. La tala de bosques tropicales secos (véase el Apartado 23.3) para la producción de cultivos y el pastoreo de ganado ha eliminado prácticamente este ecosistema de extensas áreas de América Central y del Sur, India y África. La distribución actual de la cubierta de bosques secos en la costa del Pacífico en Centroamérica no alcanza ni el 2 por ciento de su extensión original.

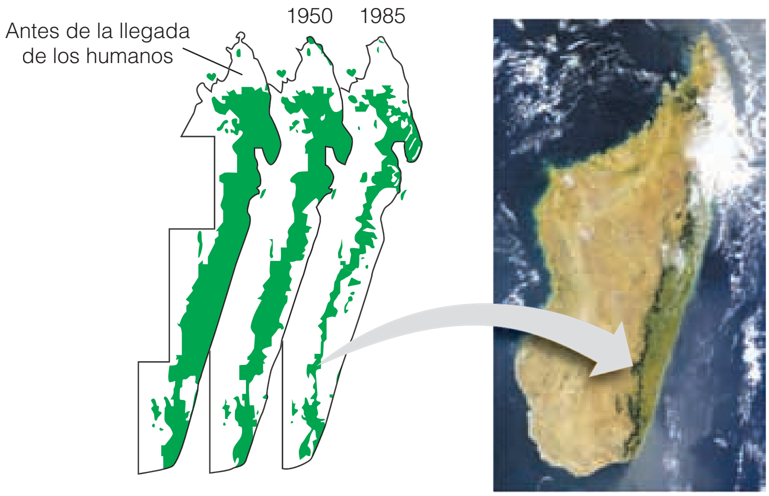


Figura 28.2 | La serie de mapas representa el declive de la selva tropical en el Este de Madagascar desde la llegada de los humanos al presente. La fotografía de Madagascar se realizó desde el transbordador espacial. Las zonas oscuras mostradas en las regiones del interior de la costa Este son selvas tropicales existentes, que en el pasado solían extenderse hasta la costa.

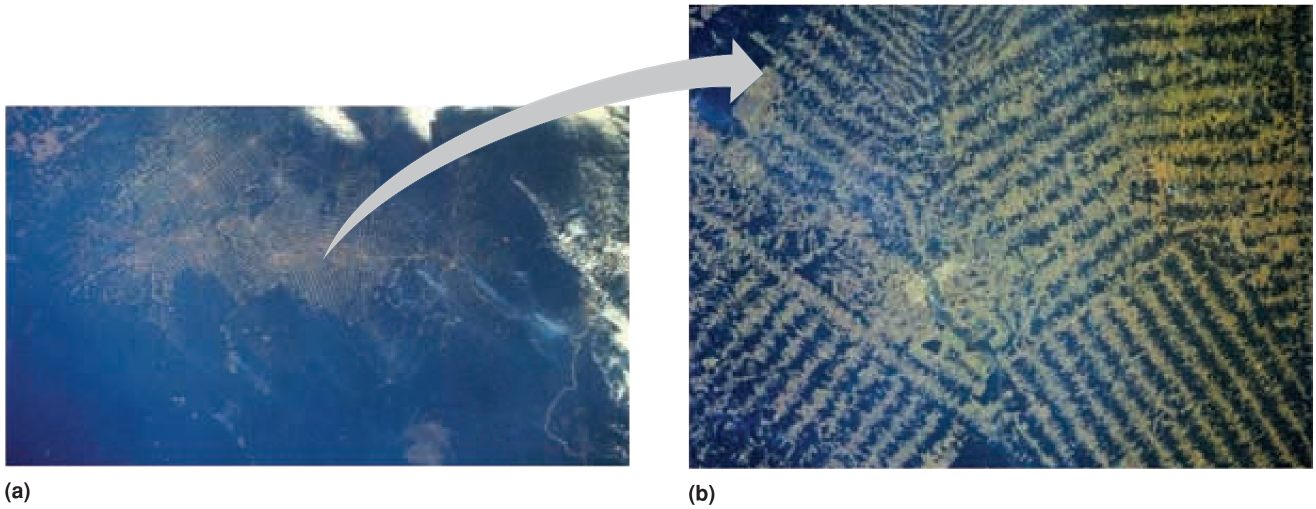


Figura 28.3 | El aclarado de bosques en la región de Rondonia de Brasil en la cuenca del Amazonas visto desde diferentes escalas espaciales. La visión de escala amplia de la región **(a)** muestra un patrón de aclarados lineales (áreas de color claro) en el interior de la cubierta forestal (verde oscuro). **(b)** El patrón lineal de talado está relacionado con la construcción de carreteras de acceso.

Las praderas templadas son otro tipo de ecosistemas que se ha visto fuertemente afectado por la actividad agrícola. Mientras que en el pasado solían cubrir alrededor del 42 por ciento de la superficie terrestre emergida, las praderas naturales se han disminuido a menos del 12 por ciento de su tamaño original debido a la conversión en campos agrícolas y tierras de pastoreo. En Norteamérica, las áreas de pradera restantes se han fragmentado y se extienden ampliamente en el paisaje, formando islas de praderas autóctonas en medio de un mar de campos agrícolas.

Los ecosistemas acuáticos han afrontado un destino similar. La contaminación de canales, el dragado y relleno de humedales costeros y la destrucción de arrecifes de coral a causa de la contaminación y sedimentación están teniendo efectos similares a los del talado de bosques sobre los ambientes de aguas dulces y costeras de la Tierra. Los fertilizantes agrícolas, detergentes, aguas residuales y desechos industriales añaden elevadas cantidades de nitrógeno y fósforo a los ecosistemas acuáticos, lo que produce una eutrofización cultural (véase el Apartado 28.7). Si bien en general se asocia con lagos y charcas (cuerpos de agua dulce cerrados), la eutrofización también afecta a los ecosistemas marinos costeros. Los mares del Caribe y el Mediterráneo constituyen dos ejemplos de ambientes marinos que afrontan los serios problemas ocasionados por la entrada de nutrientes antropogénicos de áreas de desarrollo costero (Figura 28.4).

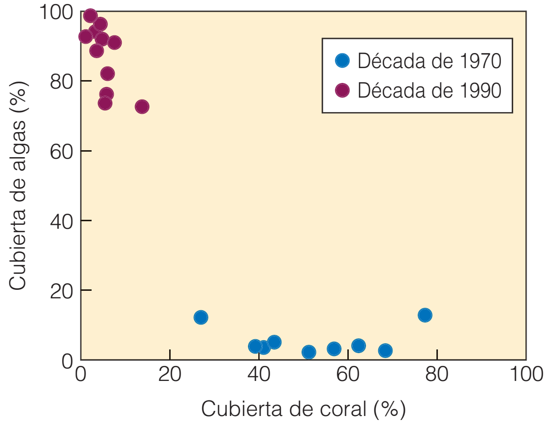


Figura 28.4 | En la década de los 70 el coral predominaba en los ecosistemas de arrecife de Jamaica; 20 años después, las algas se apoderaron de estas mismas áreas. El cambio se debe a la contaminación del agua y la pesca excesiva de peces que se alimentan de algas. (Adaptado de Hughes 1994; como en Primack 1998.)

28.2 | Las especies exóticas introducidas por los humanos constituyen una amenaza para muchas especies nativas

Sea de forma intencionada o no, los humanos han actuado como agentes de dispersión para innumerables especies de plantas y animales, transportándolas fuera de sus rangos geográficos naturales (véase Cuestiones de ecología: Dispersión asistida por humanos. Capítulo 9). Si bien muchas especies no sobreviven en los nuevos hogares, otras logran desarrollarse en el ambiente nuevo. Liberados de las limitaciones impuestas por los competidores nativos, depredadores y parásitos, se establecen con éxito y se expanden. Las plantas y los animales no nativos se conocen como **especies exóticas**, **alóctonas** o **invasoras**.

Los animales invasores suelen causar la extinción de especies nativas vulnerables por medio de la depredación, pastoreo, competencia y alteración del hábitat. Las especies insulares son las que sufren en mayor medida. En Hawai, por ejemplo, durante los últimos 200 años, desaparecieron 263 especies nativas; 300 se consideran en peligro o amenazadas; y 1.400 formas de vida están en problemas o extinguidas. Entre las 111 aves de la isla, 51 están extinguidas y 40 en peligro. En la isla de Guam del Pacífico, la culebra arbórea café (*Boiga irregularis*), nativa de Nueva Guinea, llegó a la isla por accidente en 1950, probablemente a bordo del equipamiento militar transportado allí para el desmantelamiento. La culebra ha eliminado a 9 de las 12 especies de aves nativas, 6 de los 12 lagartos nativos y 2 de los 3 murciélagos de frutas nativos; incluso invade hogares en la isla y muerde a los niños que duermen.

Las plantas invasoras, muchas introducidas como plantas hortícolas, se aventajan en la competencia con las especies nativas y modifican los regímenes de incendio, los ciclos de nutrientes, los balances de energía y la hidrología. La introducción de especies exóticas es la causa de que el 95 por ciento de las especies de plantas de Hawai se hayan perdido o estén en peligro de extinción. De las 1.126 angiospermas originarias de Hawai, 93 han desaparecido y 40 se encuentran en vías de extinción. En el continente norteamericano, la hierba perenne ornamental salicaria (*Lythrum salicaria*), introducida originalmente desde Europa a mediados de 1800, eliminó varias plantas nativas de los pantanos en detrimento de la vida salvaje de los mismos. El niaulí australiano (*Melaleuca quinquenervia*), introducido como planta ornamental en Florida, está desplazando a los cipreses, los juncos de agua y otras especies nativas de los Everglades de Florida, lo que reduce el nivel de agua y fomenta una mayor frecuencia o intensidad de incendios.

El problema de las especies invasoras no se limita a los ambientes terrestres. Los Grandes Lagos se han visto invadidos por 139 especies acuáticas no nativas que afectaron a las especies de plantas y animales nativos. La zona de la bahía de San Francisco está ocupada por 96 invertebrados alóctonos, desde esponjas a crustáceos. Los peces exóticos, introducidos de forma intencionada o fortuita, son responsables del 68 por ciento de las extinciones de peces en América del Norte de los últimos 100 años y, asimismo, de la disminución del 70 por ciento de las especies de peces consideradas en peligro de extinción.

Un ejemplo clásico de la manera en que una especie animal invasora altera la estructura de la comunidad fue la introducción fortuita del tucunaré (*Cichla ocellatus*), nativo del Amazonas, en el Lago Gatun de la zona del Canal de Panamá (véase la introducción de la Quinta parte). Un pez popular para el deporte y como alimento, así como un depredador voraz, escapó. Su presencia supone un efecto devastador en la población de peces y afecta profundamente la estructura de la comunidad (Figura 28.5). En el lago, el tucunaré se alimenta principalmente de peces adultos del género *Melaniris*, lo que reduce las poblaciones de éstos. Otras especies depredadoras que ingieren *Melaniris*, como el sábalo, el fumarel común y la garza, se han reducido notablemente; una compleja estructura de comunidad se ha visto simplificada en gran medida; seis u ocho especies de peces comunes de la comunidad se han eliminado o reducido gravemente: todo debido a la introducción de un depredador de primer nivel en la comunidad del lago.

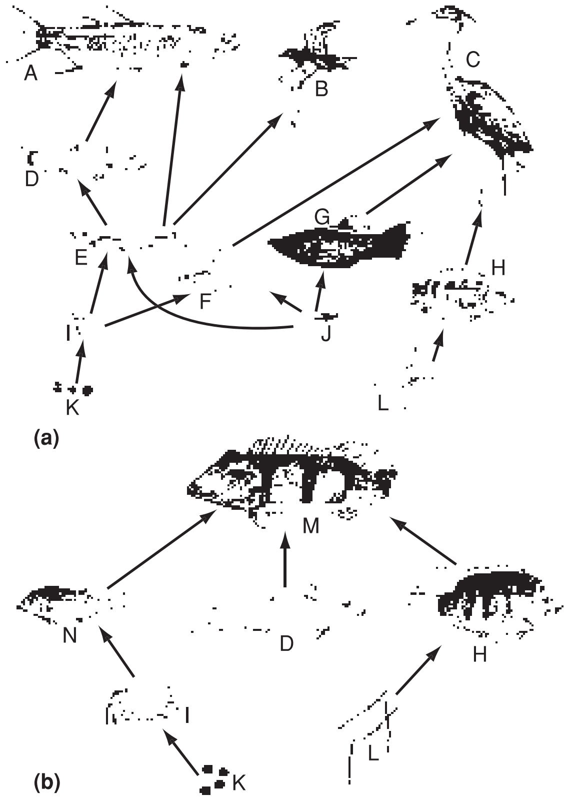


Figura 28.5 | Redes tróficas generalizadas de las poblaciones comunes del Lago Gatun en comparación con **(a)** regiones que no han sufrido la introducción de *Cichla* (tucunaré) y **(b)** regiones con *Cichla*. Clave de las especies: A, *Tarpon atlanticus* (sábalo); B, *Chidonias niger* (fumarel común); C, varias especies de garzas y martín pescador; D, *Gobiomorus dormitory*; E, *Melaniris chagresi*; F, Characinidae, incluyendo cuatro especies comunes; G, Poecillidae, incluyendo dos especies comunes: *Poecilia mexicana*, exclusivamente herbívoro y *Gambusia nicaraguagensis*, exclusivamente insectívoro; H, *Chichlasoma maculicauda*; I, zooplancton; J, insectos terrestres; K, nanofitoplancton; L, algas verdes filamentosas; M, *Cichla ocellaris* adultos; N, *Cichla* jóvenes. (Según Zaret y Paine 1973.)

28.3 | Las especies difieren en la susceptibilidad a la extinción

No todas las especies son igual de susceptibles a la extinción a causa de las actividades humanas. La susceptibilidad de las especies a la extinción se relaciona con una serie de características del ciclo vital que afectan a su vulnerabilidad frente a las actividades humanas así como los desastres naturales.

Las especies con una distribución geográficamente amplia se denominan **cosmopolitas**, mientras que las que se desarrollan naturalmente en una única zona geográfica se conocen como **endémicas** de dicho lugar. Las segundas son particularmente susceptibles a la extinción debido a que la pérdida del hábitat en la única región geográfica que habitan llevaría a la pérdida total de hábitats para la especie.

Del mismo modo, las especies con una o pocas poblaciones locales (metapoblaciones pequeñas) pueden extinguirse como resultado de factores fortuitos como incendios, inundaciones, brotes de enfermedades o actividades humanas (destrucción del hábitat). Las especies con varias poblaciones locales son menos vulnerables a estos incidentes. Este concepto resulta crucial para la dinámica metapoblacional analizada en el Capítulo 12.

Las especies que migran de forma estacional (véase el Apartado 9.7) dependen de dos o más tipos de hábitat diferentes ubicados en distintas regiones geográficas. Si alguno de estos hábitats se destruye, la especie no logrará persistir. Más de 120 especies de aves migratorias neotropicales que migran cada año entre la región templada del Este de Norteamérica y los trópicos de Centroamérica y Sudamérica (y las islas del Caribe) dependen de que exista un hábitat adecuado en ambos lugares. Además de la destrucción de hábitats, las barreras a la migración pueden limitar el desarrollo completo del ciclo vital de determinada especie. Las presas construidas en algunos ríos del Noroeste del Pacífico en Norteamérica funcionan como barreras para las poblaciones de salmón que intentan nadar río arriba con el fin de desovar.

Algunas especies presentan requisitos de hábitat muy específicos, lo que los vuelve extremadamente susceptibles a las alteraciones del hábitat. Con frecuencia estos hábitats son raros y están dispersos en todo el paisaje o región. Por ejemplo, la *Oenothera argillicola* es un miembro de la familia de primaveras de noche (Onagraceae). Esta especie está adaptada a los ambientes cálidos y planicies áridas de esquisto, que surgen cuando algunos tipos de esquisto forman afloramientos en las pendientes del Sur y Sudoeste de las Montañas Allegheny. La mayoría de los miembros de este grupo se encuentran amenazados o en peligro de extinción debido a que se encuentran sólo en estos hábitats específicos del Sur de Pennsylvannia y al Oeste y Sur de Virginia, donde se forman planicies áridas de esquisto.

Las especies que necesitan una amplia área de acción suelen estar en peligro de extinción debido a la fragmentación del hábitat. Si bien el hábitat que requieren puede ser abundante, la fragmentación puede limitar la disponibilidad de las parcelas contiguas que sean lo suficientemente grandes como para mantener a poblaciones en crecimiento.

Las especies que se cazan o entran en conflicto con las necesidades y actividades humanas también son vulnerables a la extinción. Si bien la caza y la recolección de especies para el consumo humano ha llevado a que varias especies estén en peligro de extinción o hayan desaparecido (véase la introducción), otras se han visto eliminadas por ser una amenaza a las actividades humanas o incluso a la vida humana. Uno de los mejores ejemplos son las especies de carnívoros grandes. En Norteamérica, el lobo, el oso pardo y el león de montaña se cazaron hasta llegar casi a la extinción debido a que se los consideraba una amenaza para el ganado y la vida humana, y los proyectos actuales de reintroducción de dichas especies en zonas de áreas de acción previas se enfrentan a la oposición del público en general (véase Cuestiones de ecología: Lobos del Parque Nacional Yellowstone).

28.4 | La identificación de especies amenazadas resulta fundamental para los esfuerzos de conservación

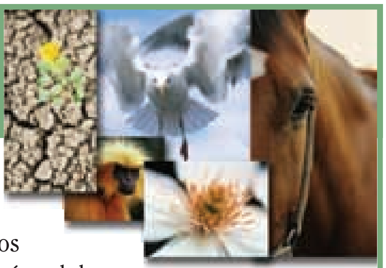
Para definir el estado de las especies raras y en peligro de extinción con fines de conservación, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) desarrolló una clasificación cuantitativa basada en la probabilidad de extinción (véase Cuantificando la ecología: Estocasticidad demográfica y probabilidad de extinción). El sistema presenta tres niveles:

1. Las *especies en peligro crítico de extinción* tienen una probabilidad de extinción del 50 por ciento o más en los próximos 10 años o 3 generaciones, cualquiera que fuese la de mayor duración.
2. Las *especies en peligro de extinción* tienen una probabilidad de extinción del 20 por ciento en los próximos 20 años o 5 generaciones.
3. Las *especies vulnerables* tienen una probabilidad de extinción del 10 por ciento o más en los próximos 100 años.

La asignación de determinada especie a una de estas categorías precisa contar con al menos uno de los siguientes tipos de información:

1. La reducción observable en la cantidad de individuos.
2. El área geográfica ocupada por una especie y la cantidad de poblaciones.
3. La cantidad total de individuos vivos y la de individuos en reproducción.
4. La disminución estimada en la cantidad de individuos si las tendencias actuales y estimadas de declive poblacional o destrucción del hábitat continúan.
5. La probabilidad de que la especie se extinga en determinada cantidad de años o generaciones.

Cuestiones de ecología | **Los lobos del Parque Nacional Yellowstone**



Cuando se creó el Parque Nacional Yellowstone en 1872, el lobo gris (*Canis lupus*) era un componente clave en el ecosistema de Yellowstone. Junto con el león de montaña y el oso pardo, operaba como uno de los tres mayores depredadores del ecosistema. Un animal social que vive y caza en manadas, el lobo gris se alimentaba de las poblaciones de bisontes, ciervos, mulos y alces americanos. Sin embargo, hacia principios de 1900, el control de depredadores ya estaba en práctica en el parque. Para la década de 1940, los informes de avistamientos de lobos en el parque eran poco frecuentes y, hacia 1970, los científicos no lograron encontrar pruebas de la existencia de lobos en el parque.

Fuera del parque, los lobos grises persistieron en los 48 estados del Sur, sólo en las áreas del Norte de Minnesota y en Isle Royale de Michigan. Por el contrario, las poblaciones continuaron desarrollándose en Canadá y Alaska. Hacia la década de 1980, sin embargo, los lobos volvieron a establecerse en el Norte de Montana, Idaho y en los estados de Washington y, así, comenzaron los debates acerca del posible reestablecimiento de los lobos en el ecosistema de Yellowstone.

Ya en 1987, el Servicio de Peces y Vida Salvaje de los Estados Unidos propuso la reintroducción de una «población experimental» de lobos en Yellowstone y las tierras estatales circundantes como parte del Plan de Recuperación de Lobos del Norte de las Montañas Rocosas. La política del Servicio Nacional de Parques estipula que debe restaurarse una especie nativa cuando (1) existe suficiente hábitat como para mantener el desarrollo de una población por sí misma, (2) la administración permite evitar serias amenazas a los intereses externos y (3) el declive original de la especie se produjo como resultado de las actividades humanas.

En Octubre de 1991, el Congreso asignó fondos al Servicio de Peces y Vida Salvaje de los Estados Unidos con el fin de preparar una evaluación sobre el impacto ambiental que tendría la restauración de lobos en Yellowstone, proyecto que inmediatamente suscitó oposición. Los rancheros argumentaron que los lobos podrían en peligro el ganado de las tierras privadas y estatales vecinas (éstas últimas eran campos arrendados para el pastoreo). Los cazadores se oponían a los lobos basándose en que éstos reducirían las poblaciones de ciervos y alces de la región. Las compañías forestales y mineras temían que la presencia de esta especie protegida restringiría su acceso a las tierras federales.

Finalmente, tras varios años y una cantidad casi récord de opiniones públicas, el Secretario del Interior firmó la resolución que permitía la reintroducción de los lobos grises en Yellowstone. En 1995, 14 lobos se liberaron en el Parque Nacional Yellowstone. En 1996, 17 lobos más se trajeron de Canadá y se liberaron. Tras la liberación de estos lobos en 1996, los posteriores planes para trasladar más lobos quedaron inconclusos debido a la falta de fondos y el rápido éxito reproductivo de los lobos.

Como se había anticipado, la presencia de los lobos en Yellowstone está alterando diversos aspectos de la ecología de este ecosistema. Ya han reducido de forma notable la población de coyotes, que se habían convertido en los depredadores más importantes ante la ausencia de lobos. La reducción en dicha población sin duda afectará a otras especies. Otros descubrimientos indican que los lobos han influido en el comportamiento y patrones de movimiento de los alces, que ahora se congregan en rebaños más grandes.

Si bien los efectos de la reintroducción de estos importantes depredadores en su hábitat previo será el objeto de estudio de científicos en los años venideros, es innegable que la restauración de lobos en Yellowstone ha sido un éxito que superó cualquier expectativa. En 2001, la especie alcanzó el tamaño poblacional mínimo de 30 parejas reproductoras en las tres áreas de recuperación (Yellowstone, Idaho central y Noroeste de Montana), cantidad que se exige para no clasificarse como especie «en peligro de extinción». Si los lobos mantienen estos niveles poblacionales y se aprueban los proyectos de administración, finalmente podrán reclasificarse según la Ley de Especies en Peligro de Extinción. ●

1. En la actualidad se realizan esfuerzos para reintroducir el oso pardo en las tierras federales del Oeste de los Estados Unidos (véase el Servicio de Peces y Vida Salvaje de los Estados Unidos http://mountain-prairie.fws.gov/bitterroot/). ¿Qué argumentos se presentan a favor y en contra del proyecto de reintroducción?

Pese a las limitaciones de cualquier sistema de clasificación, la ventaja del sistema de la UICN es que proporciona un método estándar y cuantitativo de clasificación mediante el cual la comunidad científica puede revisar y evaluar decisiones (véase Cuestiones de ecología: Especies en peligro de extinción-Legislación en peligro de extin-

Cuantificando la ecología 28.1 | Estocasticidad demográfica y probabilidad de extinción

En la Cuarta parte (Poblaciones) el análisis del crecimiento poblacional se centró en el desarrollo de modelos deterministicos: representaciones matemáticas de poblaciones (exponencial y logístico) en los que determinado conjunto de condiciones iniciales (valores de r o λ, $N(0)$ y K) permitirán predecir un único resultado exacto. Sin embargo, cabe recordar del Apartado 10.8 que, como resultado de la estocasticidad demográfica (variaciones aleatorias en las tasas de natalidad y mortalidad que se producen cada año), existe un riesgo de extinción incluso para las poblaciones que cuentan con una tasa de crecimiento intrínseca positiva (valor de $r > 0$).

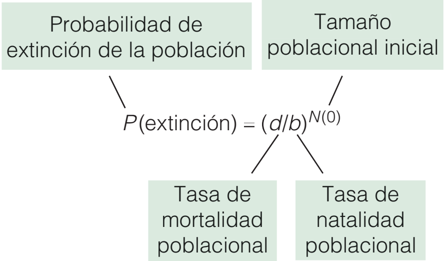
Recordemos del desarrollo del modelo exponencial de crecimiento poblacional en el Apartado 10.1 que el tamaño poblacional promedio en el tiempo t se obtiene de:

$$N(t) = N(0)e^{rt}$$

La ecuación para la variación de tamaño poblacional como resultado de la estocasticidad demográfica frente a condiciones en las que las tasas de natalidad (b) y mortalidad (d) no son equivalentes es

$$\sigma^2_{N(t)} = \frac{N(0)(b+d)e^{rt}(e^{rt}-1)}{r}$$

La estocasticidad demográfica es de particular importancia en los tamaños poblacionales pequeños, dado que no es necesario que se produzcan reiterados fracasos en la reproducción o aumentos en la mortalidad para empujar a una población pequeña a la extinción. En consecuencia, la probabilidad de extinción de una población no sólo depende de las tasas relativas de natalidad (b) y mortalidad (d), sino también del tamaño poblacional inicial. Esta probabilidad de extinción se calcula de la siguiente manera:


Probabilidad de extinción de la población
Tamaño poblacional inicial
Tasa de mortalidad poblacional
Tasa de natalidad poblacional

$$P(\text{extinción}) = (d/b)^{N(0)}$$

Por ejemplo, para una población de 20 individuos con una tasa de natalidad $b = 0{,}6$ y una tasa de mortalidad $d = 0{,}5$, la probabilidad de extinción sería $P = (0{,}5/0{,}6)^{20} = 0{,}0261$, o 2,6 por ciento.

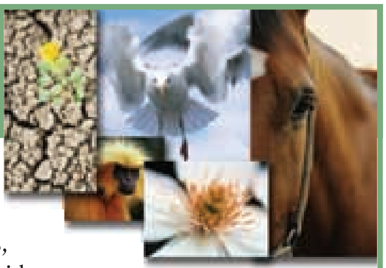
La ecuación para la variación en el tamaño poblacional ($\sigma^2_{N(t)}$) presentada anteriormente indica que la estocasticidad demográfica depende no sólo de la diferencia entre las tasas de natalidad (b) y mortalidad (d), la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), sino también de los valores absolutos de b y d. Las poblaciones con elevadas tasas de natalidad y mortalidad serán más variables que las que cuentan con la misma tasa intrínseca de crecimiento poblacional pero menores valores absolutos de b y d. ●

1. La tasa de crecimiento intrínseca (r) en el ejemplo presentado con anterioridad es $b - d = 0{,}6 - 0{,}5 = 0{,}1$. Ahora supongamos que las tasas de natalidad y mortalidad son $b = 0{,}9$ y $d = 0{,}8$. Cabe destacar que, si bien las tasas de natalidad y mortalidad son ahora muchos más elevadas, el valor de r sigue siendo el mismo: $r = 0{,}9 - 0{,}8 = 0{,}1$. Utilice estos nuevos valores de b y d y el tamaño poblacional inicial de $N(0) = 20$ para calcular la probabilidad de extinción.
2. ¿De qué manera se ha modificado la probabilidad de extinción? ¿Cómo puede explicarse este cambio en la probabilidad de extinción para el mismo valor de r?

ción). Además, la utilización de la pérdida del hábitat en la asignación de categorías resulta de particular importancia para las especies cuyo ciclo vital se desconoce.

La Unión de Conservación Mundial de la UICN, por medio de la Comisión de Supervivencia de Especies (CSE), ha estado evaluando durante 4 décadas el estado de conservación de especies a escala mundial con el objetivo de resaltar las especies y los grupos taxonómicos que se encuentran bajo amenaza de extinción y promover su conservación. La Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN ofrece información acerca del estado de conservación y distribución de las especies que se han evaluado en función de la clasificación de la UICN presentada anteriormente. La Tabla 28.2 muestra la cantidad de especies amenazadas en todo el mundo según los principales grupos taxonómicos.

Cuestiones de ecología | Especies en peligro de extinción - Legislación en peligro de extinción



Las especies en peligro de extinción constituyen el centro de una fuerte controversia política en los Estados Unidos. La raíz de la controversia radica en la Ley de Especies en Peligro de Extinción de los Estados Unidos de 1973. Bajo la supervisión del Servicio de Peces y Vida Salvaje, abarca a los animales vertebrados, invertebrados y plantas. La ley cuenta con una serie de disposiciones. En primer lugar, exige la enumeración de las especies en peligro de extinción y amenazadas. Esa lista en la actualidad ya incluye a más de 1.100 especies. Las especies en peligro de extinción son aquéllas que presentan tan pocos supervivientes individuales que podrían extinguirse en su rango natural. Desafortunadamente, este tipo de casos abundan en el mundo. En los Estados Unidos, la grulla trompetera, el hurón de pies negros y el cóndor de California son algunos ejemplos. Las especies amenazadas, aún más numerosas, son aquéllas que, si bien son relativamente abundantes en su rango natural, se reducen en cantidad y es probable que pasen a estar en peligro de extinción. Entre ellos pueden mencionarse el salmón del Pacífico, muchas aves de pradera, los chipes neotropicales y diversas especies de cactus.

Asimismo, la ley estipula la designación de hábitats críticos que deben protegerse, así como el establecimiento de programas de recuperación para aumentar la abundancia y distribución de las especies en peligro de extinción. Algunos programas han tenido gran éxito, incluyendo la restauración del águila calva.

La ley prohíbe que el gobierno federal otorgue fondos a proyectos que perjudiquen a las especies enumeradas, incluyendo los de destrucción del hábitat. Asimismo, prohíbe que los ciudadanos estadounidenses dañen, capturen o comercialicen animales que aparecen en la Lista Federal (de los Estados Unidos) de Especies en Peligro de Extinción y Amenazadas. También regula la importación de plantas y animales en peligro de extinción de países extranjeros y dispone la participación en acuerdos internacionales que regula la comercialización de animales salvajes.

Dispuesta para la reaprobación desde 1992, la Ley de Especies en Peligro de Extinción se enfrenta a oponentes poderosos. Debido a que la ley protege tanto al organismo individual como al hábitat, las industriales forestales, mineras y pesqueras consideran dicha ley como un obstáculo a sus intereses. Actualmente, ejercen fuertes presiones para permitir la utilización de factores económicos con el fin de anular la Ley de Especies en Peligro de Extinción. Con la anulación de dicha ley estarían en condiciones de talar los bosques remanentes, drenar los humedales, excavar en parques e ignorar las precauciones para salvar la vida marina amenazada, sin tener en cuenta las consecuencias de sus acciones para las especies. Presos de estas presiones, los legisladores retienen o reducen fondos a fin de desacelerar la enumeración de especies y limitar la protección de hábitats. A pesar de las protestas sobre la ley, sólo ha afectado la décima parte del 1 por ciento de los proyectos que representan amenazas potenciales para las especies presentes en la ley. Los opositores de la ley prestan poca atención a los importantes aportes que realizan las plantas y animales salvajes a la economía a través de los productos naturales, productos y zonas recreativas y el ecoturismo, ni consideran el valor financiero de éstos como reserva de recursos genéticos y fuente de compuestos medicinales. ●

1. Algunos ecólogos creen que la mejor manera de proteger a las especies amenazadas y en peligro de extinción es centrarse en la protección de los ecosistemas de los cuales forman parte, en lugar de concentrar esfuerzos en alguna especie en particular. ¿Cree que se trata de una estrategia viable? ¿Cuáles serían los beneficios y/o desventajas de este enfoque?
2. El Servicio de Peces y Vida Salvaje de los Estados Unidos mantiene una lista de todas las especies de animales y plantas amenazadas y en peligro de extinción en los Estados Unidos (http://endangered.fws.gov/wildlife.html). Vaya a dicho sitio web e identifique las especies de planta y/o de animales enumerados para su región local o estado.

28.5 | Las regiones de alta diversidad de especies son de particular importancia

Existen más de 1,4 millones de especies conocidas y descritas en la Tierra, y muchos científicos, como el biólogo de Harvard E. O. Wilson, creen que la cantidad real de especies sería alrededor de 10 veces más. Como se estudió en el Capítulo 26 (Apartado 26.3), la diversidad biológica de la Tierra no se distribuye de forma uniforme en la superficie terrestre y los océanos del planeta. Se observa un claro gradiente de creciente riqueza de especies de los polos al Ecuador para las especies terrestres y marinas. Por ejemplo, si bien

Tabla 28.2 | **Cantidad de especies amenazadas en el mundo según varios grupos taxonómicos. El estatus de «en peligro de extinción» se basa en la Clasificación de Especies Amenazadas y en Peligro de Extinción de la UICN**

	Cantidad de especies descritas	Cantidad de especies evaluadas en 2003	Cantidad de especies amenazadas en 2000	Cantidad de especies amenazadas en 2002	Cantidad de especies amenazadas en 2003	Cantidad amenazada como % de especies descritas y % de especies evaluadas en 2003
Vertabrados						
Mamíferos	4.892	4.789	1.130	1.137	1.130	23% [24%]
Aves	9.932	9.932	1.183	1.192	1.194	12% [12%]
Reptiles	8.134	473	296	293	293	4% [62%]
Anfibios	5.578	401	146	157	157	3% [39%]
Peces	28.100	1.532	752	742	750	3% [49%]
Subtotal	56.586	17.127	3.507	3.521	3.524	6% [21%]
Invertebrados						
Insectos	950.000	768	555	557	553	0,06% [72%]
Moluscos	70.000	2.098	938	939	967	1% [46%]
Crustáceos	40.000	461	408	409	409	1% [89%]
Otros	130.200	55	27	27	30	0,02% [55%]
Subtotal	1.190.200	3.382	1.928	1.932	1.959	0,2% [58%]
Plantas						
Musgos	15.000	93	80	80	80	0,5% [86%]
Helechos	13.025	180	—	—	111	1% [62%]
Gimnospermas	980	907	141	142	304	31% [34%]
Dicotiledóneas	199.350	7.734	5.099	5.202	5.768	3% [75%]
Monocotiledóneas	59.300	792	291	290	511	1% [65%]
Subtotal	287.655	9.706	5.611	5.714	6.774	2% [69%]
Otros						
Líquenes	10.000	2	—	—	2	0,02% [100%]
Subtotal	10.000	2	—	—	2	0,02% [100%]

Fuente: UICN

las selvas tropicales lluviosas cubren sólo el 7 por ciento de la superficie terrestre, más de la mitad de las especies conocidas de plantas y animales habitan en estos ecosistemas. Además del gradiente latitudinal de diversidad, las regiones caracterizadas por variaciones topográficas (como crestas y valles) mantienen elevadas cantidades de especies en comparación con las áreas llanas de la misma región geográfica (véase el Apartado 26.3). Este patrón probablemente se vincula con la diversidad de hábitats disponibles en dichas zonas.

Lo que complica la interpretación de los patrones de diversidad a gran escala es el hecho de que la mayoría de las especies de la Tierra son endémicas, presentando rangos geográficos pequeños y limitados. De las 10.000 especies de aves del mundo, más de 2.500 son endémicas, limitadas a un rango inferior a 50.000 km^2, mientras que las especies de flora endémicas de un único país representan entre el 46 y el 62 por ciento de la flora mundial. De las miles de especies nuevas que se identifican cada año, prácticamente todas son endémicas de regiones sumamente limitadas de los trópicos. Es la distribución restringida de estas especies lo que las vuelve vulnerables a las actividades humanas que degradan o destruyen sus hábitats. De las especies clasificadas como amenazadas por la UICN (véase la Tabla 28.2), el 91 por ciento son endémicas.

Al igual que los patrones generales de riqueza de especies, las especies endémicas no se distribuyen de forma uni-

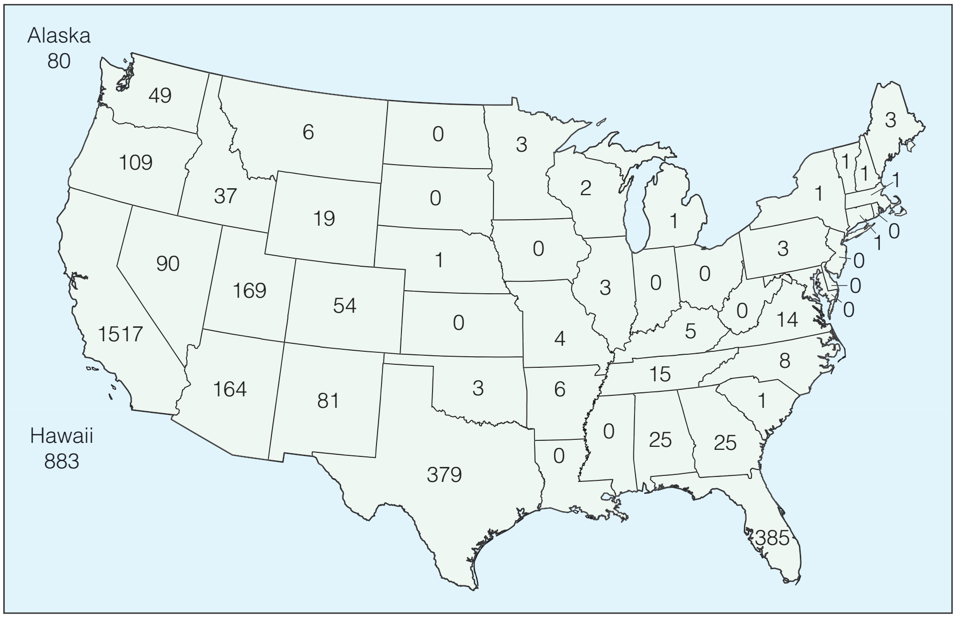


Figura 28.6 | La cantidad de especies de plantas endémicas de los diferentes estados de los Estados Unidos. (Adaptado de Gentry 1986.)

forme en la superficie terrestre o incluso en el interior de una región geográfica (Figura 28.6). Algunas regiones del mundo presentan una elevada riqueza de especies y endemismo. El ecólogo británico Norman Myers definió estas regiones de diversidad inusualmente elevada como **puntos calientes** (hotspots). Myers desarrolló el concepto de puntos calientes de biodiversidad en 1988 con el fin de resolver el dilema que enfrentan los conservacionistas: ¿qúe áreas son las más importantes para la protección de especies?

La designación de una región como punto caliente de biodiversidad se basa en dos factores: la diversidad global de la región y la importancia del impacto de las actividades humanas. La diversidad de plantas constituye la base biológica para la designación de puntos calientes; para ser designado como punto caliente, una región debe mantener 1.500 o más especies de plantas endémicas (0,5 por ciento del total mundial), además de haber perdido más del 70 por ciento de sus hábitats originales. Se ha utilizado a las plantas como base de calificación debido a que son fáciles de identificar y censar y forman la base de la diversidad de otros grupos taxonómicos.

Las 25 regiones de biodiversidad de la Tierra que se han designado como puntos calientes por la UICN (Figura 28.7) contienen el 44 por ciento de todas las especies de plantas y el 35 por ciento de las especies de vertebrados terrestres en sólo 1,4 por ciento de la superficie del planeta. Algunos puntos calientes son los archipiélagos tropicales, como el Caribe y las Filipinas, o bien islas relativamente grandes, como Nueva Caledonia. No obstante, otros puntos calientes son islas continentales: se encuentran efectivamente aisladas, rodeadas de desiertos, cadenas montañosas y mares. La provincia florística del Cabo, Sudáfrica, está aislada por la aridez de los desiertos de Kalahari, Karoo y Namib. Otras islas cerradas por tierras son las altas montañas y crestas. Para las comunidades que habitan en los picos de los Andes tropicales (Sudamérica) y el Cáucaso (Asia central), las tierras bajas son barreras insuperables para la dispersión.

La gran mayoría de las 121.000 especies potencialmente amenazadas en las regiones tropicales son endémicas de los países incluidos en los 25 puntos calientes de biodiversidad designados, en donde coinciden la elevada diversidad y la pérdida masiva de hábitats.

28.6 | La protección de poblaciones es crucial para los esfuerzos de conservación

Debido a que las especies en peligro de extinción cuentan en unas pocas o incluso una sola población, la protección de poblaciones es fundamental para preservar estas especies. Con frecuencia, estas poblaciones se limitan a las áreas protegidas (reservas naturales, etc.) y cualquier proyecto de conservación adecuado debe proteger la mayor cantidad de individuos posibles dentro de la región más extensa posible. Sin embargo, con áreas y recursos limitados, los ecólogos conservacionistas deben resolver el interrogante: ¿qué tamaños poblacionales se necesitan para salvar a la especie?

La cantidad de individuos que se necesitan para asegurar la persistencia de la especie en un estado viable debe ser lo suficientemente importante como para enfrentar las variaciones aleatorias en los procesos demográficos (natalidad y mortalidad), los cambios ambientales, las derivas genéticas y las catástrofes (véanse los Apartados 10.8-10.10). El ecólogo

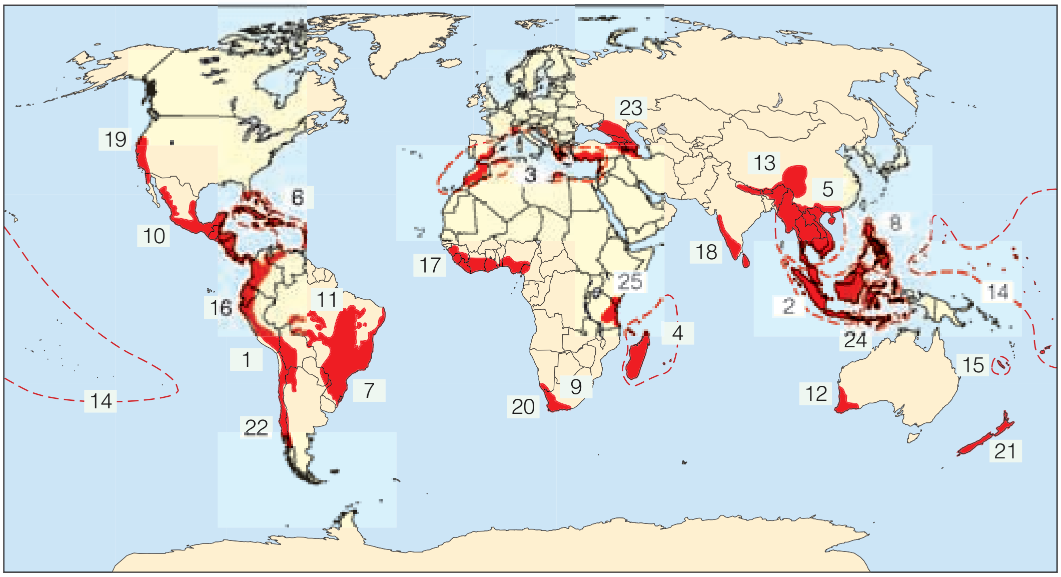


Figura 28.7 | Veinticinco áreas del mundo designadas por la UICN como puntos calientes de biodiversidad. 1, Andes tropicales; 2, Sundaland; 3, Cuenca del Mediterráneo; 4, Madagascar e Islas del Océano Índico; 5, Indo-Burma; 6, el Caribe; 7, Región forestal del Atlántico; 8, Filipinas; 9, Provincia florística del Cabo; 10, Mesoamérica; 11, Cerrado brasileño; 12, Sudoeste de Australia; 13, Montañas del Sur y Centro de China; 14, Polinesia/Micronesia; 15, Nueva Caledonia; 16, Chocó-Darién del Oeste de Ecuador; 17, Bosques de Guinea de África Occidental; 18, Ghats Occidentales y Sri Lanka; 19, Provincia florística de California; 20, Karoo Suculento; 21, Nueva Zelanda; 22, Centro de Chile; 23, el Cáucaso; 24, Wallacea; 25, Arc Mountains del Este y bosques costeros de Tanzania y Kenia. (Adaptado de Myers et al. 1991.)

conservacionista M. L. Shaffer definió la cantidad de individuos necesarios para asegurar la supervivencia a largo plazo de una especie como la **población viable mínima** (**PVM**). Definió la PVM para determinada población en un hábitat dado como la «población aislada más pequeña que cuenta con una probabilidad de mantenerse del 99 por ciento durante 1.000 años a pesar de los efectos predecibles de la estocasticidad demográfica y ambiental y los desastres naturales». Si bien Shaffer conocía la naturaleza provisional de esta definición, el punto central es que el tamaño de la PVM permite realizar una evaluación cuantitativa del tamaño que una población debe tener para asegurar su supervivencia a largo plazo.

Los modelos genéticos indican que para las especies de vertebrados las poblaciones con un tamaño poblacional efectivo (véase Cuantificando la ecología: Tamaño poblacional efectivo) de 100 o menos y un tamaño real de menos de 1.000 corren un alto riesgo de extinción. Para las especies que exhiben variaciones extremas en el tamaño poblacional, se ha sugerido que serían necesarias poblaciones mínimas viables de 10.000 individuos.

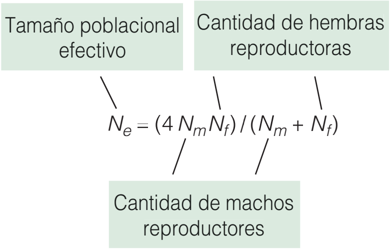
De hecho, la PVM real para una especie depende del ciclo vital de la especie (longevidad, sistema de reproducción, etc.) y la capacidad de los individuos de dispersarse a otras zonas dentro de su hábitat. A pesar de la dificultad de cuantificar la PVM para una especie dada, el concepto es de fundamental importancia para la conservación de especies y el mantenimiento de la diversidad biológica.

Una vez que se establece el tamaño poblacional viable mínimo para determinada especie, debe considerarse la superficie necesaria para mantener a dicha población. La superficie de hábitat adecuado necesaria para mantener a la población viable mínima se denomina la **superficie dinámica mínima (SDM)**. El cálculo de la SDM para una especie comienza por la comprensión del tamaño del área de acción de los individuos, grupos de familia o colonias. Cabe recordar del Capítulo 11 (Apartado 11.9 y Figura 11.11) que la superficie (área de acción) necesaria para los individuos de una especie aumenta con el tamaño corporal. Además, para cualquier tamaño corporal, el área de acción necesaria para un carnívoro es mayor a la de un herbívoro. Una vez que se conoce la superficie necesaria por individuo de una especie y el cálculo de la PVM, es posible establecer la superficie necesaria para mantener a una población viable (Figura 28.8). Para los carnívoros grandes, la superficie exigida para mantener la PVM puede ser enorme. El biólogo de vida salvaje Reed Noss estimó que para preservar una población de 1.000 osos pardos sería necesaria una superficie de 2 millones de km^2. Ésta es la razón por la que la mayoría de las poblaciones de carnívoros grandes (como el león africano, el tigre asiático y el lobo gris de Norteamérica) se encuentran en peligro de extinción, limitados sólo a los terrenos públicos y reservas naturales de mayor tamaño.

Cuantificando la ecología 28.2 | Tamaño poblacional efectivo

La cantidad de individuos de una población en general es mayor al número de éstos que realmente contribuye con genes a la generación siguiente. En las poblaciones polígamas (véase el Apartado 8.3), por ejemplo, unos pocos machos dominantes se encargan de la reproducción, de modo que los alelos de estos machos contribuyen de una forma desproporcionada a las generaciones siguientes. Desde el punto de vista genético, en dichas poblaciones los machos no reproductores podrían bien considerarse inexistentes. Por este motivo, el tamaño real de una población pequeña o una subpoblación es de poca importancia, puesto que la clave radica en el tamaño poblacional genéticamente efectivo que transmite genes a las generaciones futuras.

Cuando sólo una parte de los individuos de una población se reproduce con éxito, el tamaño poblacional efectivo se compone de:


Tamaño poblacional efectivo
Cantidad de hembras reproductoras
Cantidad de machos reproductores

$$N_e = (4\,N_m N_f)\,/\,(N_m + N_f)$$

Por ejemplo, si se tiene una población de 200 alces, con 20 machos reproductores y 180 hembras reproductoras, habría un tamaño poblacional efectivo de 72 $[(4 \times 20 \times 180)/(20 + 180) = 72]$ en lugar de 200. ●

1. ¿Cuál sería el tamaño poblacional efectivo de una población de 80 hembras reproductoras y sólo 20 machos reproductores?
2. ¿De qué manera variaría el tamaño poblacional efectivo para el mismo tamaño poblacional de 100 pero con 50 hembras reproductoras y 50 machos reproductores (monógamos)?

Uno de los casos mejor documentados del tamaño poblacional viable mínimo proviene del estudio de la persistencia de las poblaciones de cimarrón (*Ovis canadensis*) en los desiertos del sudoeste de los Estados Unidos realizado por J. Berger. Se examinaron 120 poblaciones y se descubrió que las poblaciones con 50 individuos o menos se extinguieron en menos de 50 años, mientras que, por el contrario, prácticamente todas las poblaciones con 100 o más individuos persistieron durante ese mismo período de tiempo (Figura 28.9). No se identificó una única causa para las extinciones locales, sino que una amplia variedad de factores parecen ser responsables de los declives poblacionales.

Los individuos de las distintas especies rara vez se encuentran formando parte de una sola población. Dada la naturaleza fragmentada de la mayoría de los paisajes (véase el Capítulo 19) y las necesidades específicas de una especie determinada, los individuos de estas especies por lo general forman parte de un conjunto de subpoblaciones semi aisladas conectadas entre sí por la dispersión: metapoblaciones (véase el Capítulo 12). La persistencia de una metapoblación se produce como resultado de una compleja dinámica entre subpoblaciones. Las tasas de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración de cada subpoblación interactúan con el tamaño y organización espacial de las islas de hábitat para determinar la dinámica metapoblacional global. En muchas metapoblaciones, algunas áreas constituyen poblaciones (o áreas) fuente, mientras que otras forman sumideros (véase el Apartado 12.5). En las áreas fuente, la tasa de reproducción local supera a la tasa de mortalidad local, lo que produce una reserva de individuos que pueden colonizar otras islas de hábitat. En las parcelas sumidero, la tasa de mortalidad supera la tasa de reproducción, de modo que la población local se extinguirá si no la recolonizan nuevos inmigrantes regularmente. La dependencia de áreas fuente clave constituye una característica esencial de dichas metapoblaciones. La identificación de áreas fuente clave y los corredores (véase el Apartado 19.5) que las vinculan resulta fundamental para la conservación de especies. La destrucción de una población central podría producir la extinción de numerosas subpoblaciones más pequeñas que dependen de la población cen-

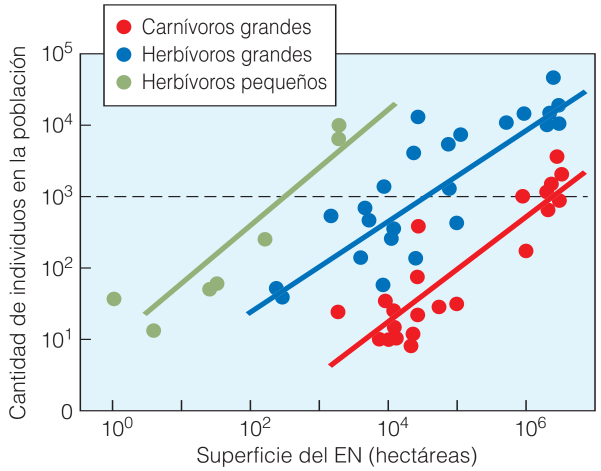


Figura 28.8 | Los espacios naturales protegidos (ENP) grandes contienen poblaciones más importantes de cada especie que los ENP pequeños; es posible que sólo en los ENP grandes se encuentren poblaciones viables a largo plazo de muchas especies vertebradas de gran tamaño. Cada símbolo representa una población animal en un parque. Si la PVM de las especies es de 1.000 individuos (línea entrecortada), se necesitarían ENP de al menos 100 ha para proteger a los herbívoros pequeños. Serían necesarios ENP de 10.000 ha para mantener poblaciones de herbívoros grandes y de al menos 1.000.000 ha para las poblaciones de carnívoros grandes. (Adaptado de Schonewald-Cox 1983.)

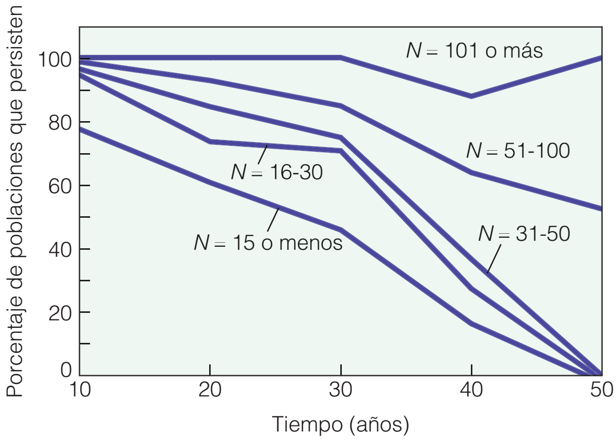


Figura 28.9 | La relación entre el tamaño de una población de cimarrón y el porcentaje de poblaciones que persisten en el tiempo. El número del gráfico (*N*) representa el tamaño poblacional. Casi todas las poblaciones de 100 o más ejemplares persistieron más de 50 años, mientras que las de menos de 50 individuos desaparecieron. (Adaptado de Berger 1990.)

tral para colonizarse periódicamente. El caso de estudio del lince ibérico (*Lynx pardinus*) presentado en el Capítulo 12 nos ofrece un ejemplo (véase Cuestiones de ecología: Concepto de metapoblación en la ecología de conservación) de la importancia de comprender la estructura metapoblacional para la conservación de especies.

28.7 | El reestablecimiento de poblaciones mediante la reintroducción resulta necesario para algunas especies

En algunos casos la salvación de especies de lo que aparenta ser un declive inevitable a la extinción exige una acción directa de los ecólogos conservacionistas: el establecimiento de poblaciones nuevas mediante replantaciones y reintroducciones. En estos casos, los biólogos conservacionistas reubican a los individuos de un lugar a otro (Figura 28.10). Las dos especies de rinoceronte africano, el rinoceronte blanco (*Ceratotherium simum*) y el rinoceronte negro (*Diceros bicornis*), constituyen un ejemplo de dos esfuerzos de reintroducción que han producido resultados diferentes.

El rinoceronte blanco del Sur se encontraba al borde de la extinción, con sólo 50 ejemplares supervivientes a principios del siglo XX. Al igual que a los otros rinocerontes, los campesinos y cazadores mataron masivamente al rinoceronte blanco del Sur y la caza ilegal sigue siendo un problema en las zonas protegidas. Gracias a los esfuerzos de conservación, la cantidad se ha recuperado hasta aproximadamente 7.500, en parte debido a un programa intensivo de reintroducción de individuos de las pocas poblaciones viables que quedaban en la región.

Continuando con el éxito de las primeras iniciativas, el Consejo KwaZulu-Natal de Sudáfrica emprendió un ambicioso proyecto denominado «Operación Rinoceronte» en 1961. Este esfuerzo implicaba el traslado de cantidades excedentes de rinocerontes blancos del Parque Hluhluwe-Umfolozi en KwaZulu-Natal a otras zonas protegidas. Hacia finales de 1999, un total de 2.367 rinocerontes blancos se habían redistribuido por todo el mundo,

Figura 28.10 | Rinoceronte negro capturado en la Reserva Umfolozi en Natal, Sudáfrica, que es liberado en una reserva recién establecida en Pilansburg, Sudáfrica.

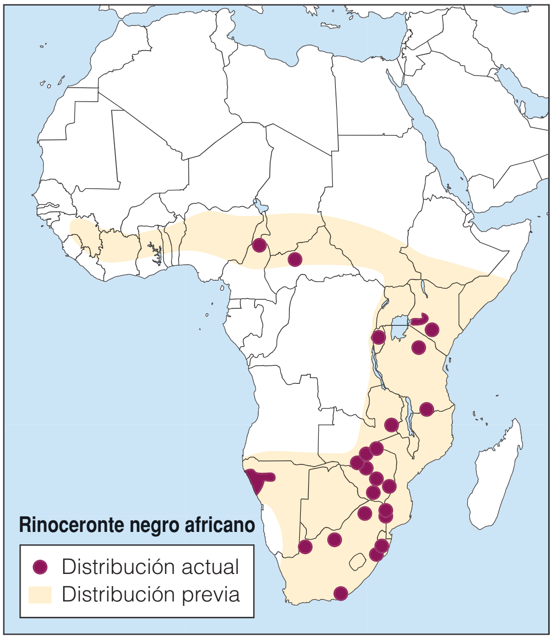


Figura 28.11 | Mapa que indica la distribución previa y actual del rinoceronte negro africano.

de los que 1.262 se habían rehabilitado en zonas protegidas del Sur de África.

Desgraciadamente, la historia del rinoceronte negro es diferente. De una población total estimada en torno a 65.000 en 1970, quedaban menos de 2.500 a mediados de 1990 (Figura 28.11). Se distribuyen por el Centro y Sur de África en poblaciones demasiado pequeñas como para mantenerse por sí solas o en poblaciones grandes que pueden ser víctimas de brotes de caza ilegal, enfermedades o superpoblación de la reserva.

En un programa masivo de captura, reubicación y liberación en el continente africano, los rinocerontes negros se trasladaron de parques como el de Etosha en Namibia y Hluhluwe-Umfolozi en Sudáfrica, que han sido sus exitosos refugios durante las últimas tres décadas, y se envíaron a sitios nuevos ubicados en tierras privadas, públicas y comunales. Se espera que las poblaciones viejas y nuevas crezcan con rapidez y continúen reproduciéndose de forma cruzada como solían hacer antes de que la caza ilegal diezmara la especie.

Desgraciadamente, los rinocerontes negros son reacios a utilizar hábitats desconocidos y cuando se introducen grupos de individuos en zonas nuevas, suelen producirse interacciones agresivas que con frecuencia llevan a peleas mortales entre individuos. Más de la mitad de las muertes posteriores a la liberación pueden atribuirse a estas peleas entre individuos recién liberados, lo que presenta un obstáculo permanente en los esfuerzos de reestablecimiento.

La reintroducción de algunas especies como la grulla trompetera (*Grus americana*), la codorniz de Virginia (*Colinus virginianus*), la barnacla hawaiana (*Branta sandwicensis*), el halcón peregrino (*Falco peregrinus*) y el cóndor de California (*Gymnogyps californianus*) y entre los mamíferos el lobo y el bisonte europeo (*Bison bonasus*) ha dependido de la introducción de individuos de poblaciones criadas de forma cautiva. La introducción de individuos de cría en cautividad en el entorno salvaje hace que sea necesario un acondicionamiento tanto previo como posterior a la liberación, incluyendo la obtención de alimento, la ubicación de refugios, la interacción con otros individuos de la misma especie, y el sentimiento de temor y evasión de humanos. A pesar de estas dificultades inherentes, los programas de reintroducción se han interrumpido y en algunos casos invertido el camino hacia la extinción.

28.8 | La conservación de hábitats sirve para proteger comunidades enteras

A pesar de la necesidad de concentrar los esfuerzos de conservación en especies individuales que se encuentran amenazadas y en peligro de extinción, la manera más eficaz de proteger la diversidad biológica global es la preservación de hábitats o comunidades ecológicas enteras. De hecho, es probablemente la única manera en la que será posible conservar con éxito la diversidad biológica de la Tierra dado el limitado conocimiento de la biología de la mayoría de las especies y la naturaleza compleja de las interacciones entre especies en el contexto de la comunidad (véase el Capítulo 17).

A diferencia del enfoque de conservación de poblaciones, que se concentra en la protección de una única especie y en sus requisitos de hábitat específicos, el enfoque basado en la comunidad exige una comprensión de la relación entre los patrones globales de diversidad biológica y las características del paisaje. Uno de los elementos clave al diseñar un programa para proteger la diversidad de especies global en determinada región es la comprensión de las relaciones entre la superficie y la riqueza de especies estudiada en el Capítulo 19 (Apartado 19.3).

Como se subrayó en el Apartado 19.3 (véase asimismo Cuantificando la ecología: Cuantificando la biodiversidad: Comparación de la riqueza de especies mediante curvas de rarificación, Capítulo 26), como regla general, las superficies grandes contienen una mayor cantidad de especies que las pequeñas. Existen varias razones para esta relación entre la riqueza de especies y la superficie. En primer lugar, las grandes superficies suelen ser más heterogéneas, abarcando una mayor variedad de hábitats que las regiones pequeñas, lo que les permite atender las necesidades de una mayor variedad de especies. Además, dado que la vegetación se modifica debido a procesos naturales como la sucesión (Capítulo 18) o en respuesta a perturbaciones periódicas (incendios, sequías, etc.), los paisajes más heterogéneos ofrecen una mayor probabilidad de que determinada especie pueda encontrar un área con su hábitat adecuado (véase el Apartado 12.4 para un ejemplo en el contexto de la dinámica metapoblacional).

En segundo lugar, algunas especies requieren superficies de mayor extensión para satisfacer sus necesidades básicas de recursos. Por ejemplo, los organismos más grandes tienen áreas de acción de mayor superficie que las especies pequeñas (véase el Apartado 11.9, Figura 11.11 y Figura 28.8), por lo que necesitan un área más grande para mantener poblaciones mínimas viables (véase el Apartado 28.6).

Como se analizó de forma exhaustiva en el Apartado 19.3, las superficies menores cuentan con una mayor cantidad de fronteras (mayor proporción de bordes respecto de la superficie de la mancha) y los ambientes de borde presentan limitaciones ambientales únicas en términos de microclimas y contacto con depredadores, plagas y enfermedades. Además, algunas especies —especies interiores— requieren condiciones ambientales que sólo se encuentran en las regiones contiguas más grandes y son particularmente sensibles a los ambientes de borde (véase la Figura 19.10).

Por último, muchas especies son raras en determinadas zonas (véase el Apartado 10.13) y necesitan una superficie mayor incluso para desarrollarse en cantidades pequeñas.

Dada la relación general entre la diversidad de especies y la superficie, parecería que, en términos generales, sería mejor a fin de conservar la diversidad biológica global proteger la mayor superficie posible. Sin embargo, surgió pronto un debate en la ecología de conservación respecto de si la riqueza de especies se maximizaría en una única superficie extensa de tierra (área protegida) o en varias más pequeñas que sumen una misma superficie total. Los que estaban a favor de las reservas grandes argumentaban que las superficies protegidas más extensas minimizan el efecto borde, abarcan una mayor diversidad de hábitats y que sólo las reservas grandes logran contener suficientes cantidades de especies grandes de baja densidad como carnívoros de gran tamaño para mantener las poblaciones a largo plazo. Por otro lado, una vez que un área supera cierto tamaño, la cantidad de especies nuevas añadidas en cada incremento de superficie sucesivo disminuye (véase en el Capítulo 26 Cuantificando la ecología: Cuantificando la biodiversidad: Comparación de la riqueza de especies mediante curvas de rarificación). En este caso, establecer una segunda zona a cierta distancia sería una mejor estrategia para proteger a las especies adicionales en lugar de simplemente agregar más superficie a la reserva existente. Además, una red de superficies pequeñas ubicadas en una región mayor podría incluir una mayor variedad de hábitats y especies más raras, así como ser menos susceptible a las perturbaciones catastróficas, tales como incendios, inundaciones, enfermedades o a la introducción de especies alóctonas, en comparación con un único bloque de tierras contiguas.

El consenso entre los ecólogos conservacionistas en la actualidad parece ser una estrategia mixta, según la que las grandes superficies servirían para la protección de especies grandes, mientras que las redes de reservas serían una solución más adecuada para la protección de especies a largo plazo. Uno de los factores más importantes que subyace en este cambio de pensamiento es el desarrollo de la biología metapoblacional (Capítulo 12).

28.9 | La conservación de hábitats implica el establecimiento de áreas protegidas

Dadas las presiones crecientes que la población humana ejerce sobre el territorio, la protección de la diversidad biológica se vuelve cada vez más dependiente del establecimiento de áreas protegidas designadas por la ley. Las zonas protegidas pueden establecerse de diversos modos, aunque los dos más comunes son mediante la acción gubernamental (a niveles nacional, regional y local) y la adquisición de tierras por individuos privados u organizaciones de conservación (como *Nature Conservancy* y la Sociedad de Audubon). Las tierras clasificadas como áreas protegidas cubren varias categorías. La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza ha desarrollado un sistema de clasificación para las áreas protegidas que cubre un rango de uso mínimo a intensivo del hábitat por los humanos (Tabla 28.3). De estas categorías, las primeras cinco se consideran áreas verdaderamente protegidas, gestionadas principalmente para el mantenimiento de la diversidad biológica. Las áreas gestionadas son de particular importancia debido a que suelen ser mucho más extensas que las áreas protegidas y aún contienen a la mayor parte de la diversidad biológica original, a pesar de gestionarse para diversos fines. Por ejemplo, en los Estados Unidos (Figura 28.12a), el Servicio de Parques de los Estados Unidos gestiona alrededor de 350 áreas incluyendo los parques nacionales, abarcando una superficie total de 125.000 millas cuadradas. Estas tierras se designan como protegidas, diseñadas para una combinación de recreación de bajo impacto y protección de la diversidad biológica. Además, existen unos 530 refugios de vida salvaje nacionales que cubren una superficie de 300.000 millas cuadradas, y la Oficina de Gestión del Teritorio (Figura 28.12b) supervisa la utilización de unas 425.000 millas cuadradas de tierras (el 11,7 por ciento de la superficie total de los Estados Unidos), en su mayoría en los estados del Oeste. Tanto los bosques nacionales como las tierras de la Oficina de Gestión del Territorio se gestiona para múltiples fines que incluyen la recolección de madera, el pastoreo y la extracción de minerales y recursos hídricos. No obstante, estas tierras aún resultan fundamentales para la protección global de la diversidad biológica en los Estados Unidos.

Tabla 28.3 | La clasificación de la UICN de áreas protegidas

Reserva natural estricta/ Reserva científica (1)	Para proteger y mantener los procesos naturales libres de alteraciones de modo que se cuente con ejemplos ecológicamente representativos del ambiente natural disponible para el estudio científico, el monitoreo ambiental, la educación y para el mantenimiento de recursos genéticos en un estado dinámico y evolutivo.
Parque nacional (2)	Para proteger áreas naturales y paisajes extraordinarios de importancia nacional o internacional para el uso científico, educacional y recreativo. Son áreas naturales relativamente extensas que no han sido modificadas por la actividad humana y donde la extracción de recursos no está permitida.
Monumento natural/ Lugar de interés natural (3)	Para proteger y preservar los rasgos naturales nacionalmente significativos debido a su interés especial o características únicas. Son áreas relativamente pequeñas enfocadas a la protección de rasgos específicos.
Reserva natural gestionada/ Santuario de vida salvaje (4)	Para asegurar las condiciones naturales necesarias para proteger especies, grupos de especies y comunidades bióticas nacionalmente significativas o rasgos físicos del ambiente en donde sea necesaria la manipulación humana específica para la conservación. La recolección controlada de determinados recursos puede estar permitida.
Paisajes terrestres y marinos protegidos (5)	Para mantener los paisajes naturales nacionalmente significativos que son característicos de la interacción armoniosa entre el hombre y la Tierra. Asimismo, ofrece oportunidades para que el público disfrute de la recreación y el turismo dentro del estilo de vida normal y la actividad económica de estas áreas. Son paisajes culturales/naturales mixtos de gran valor en donde se mantienen los usos tradicionales de la tierra.
Reserva de recursos (6)	Para proteger los recursos naturales de la zona para futuro uso y evitar o contener las actividades de desarrollo que afectarían el recurso según el establecimiento de objetivos que se basan en un conocimiento y una planificación adecuados. Es una categoría «transitoria» que se emplea hasta que se determine una clasificación permanente.
Reserva antropológica/Área biótica natural (7)	Para permitir el estilo de vida de sociedades que viven en armonía con el ambiente a fin de permanecer libres de los efectos de la tecnología moderna. Esta categoría resulta apropiada cuando la extracción de recursos por parte de pueblos aborígenes se realiza de manera tradicional.
Área manejada de usos múltiples/ Área de recursos gestionados (8)	Para lograr la producción sostenible de agua, madera, vida salvaje, pastoreo y turismo, donde la conservación de la naturaleza se orienta principalmente al apoyo de las actividades económicas (aunque también pueden designarse zonas específicas en estas áreas para alcanzar determinados objetivos de conservación).

A partir de 1998, se han designado a nivel mundial aproximadamente 4.500 áreas estrictamente protegidas (categorías 1-3 de la clasificación de la UICN), que alcanzan unos 500 millones de hectáreas. Otras 5.899 áreas parcialmente protegidas (categorías 4-8 de la clasificación de la UICN) se combinan para cubrir otros 348 millones de hectáreas (Tabla 28.4). Si bien esto a simple vista puede parecer una enorme extensión de tierra, la mayor parte de las áreas protegidas son relativamente pequeñas en tamaño; la mitad suman una superficie de 100 km^2 o menos (Figura 28.13). En conjunto, el total de suelos protegidos forman sólo el 6 por ciento de la superficie total de la Tierra.

Los esfuerzos de protección marina se han retrasado respecto de la conservación de ambientes terrestres. En la actualidad, sólo el 1 por ciento del ambiente marino se incluye en áreas protegidas.

Con algunas excepciones, la mayor parte de los nuevos espacios que funcionarán como áreas protegidas en el futuro ya se encuentran incluidos en una de las ocho clases de suelos protegidos según las definiciones de la UICN. Sin embargo, se establecen nuevas reservas más pequeñas en todo el mundo, y los suelos bajo protección limitada (como los bosques nacionales en los Estados Unidos) se reclasifican permanentemente en categorías de creciente protección. Por ejemplo, en 2002 más de 10.000 acres del Bosque Nacional de George Washington (Virginia) se establecieron como áreas de vida salvaje (Crestas Priest y Three), la designación más alta de protección para los suelos federales en los Estados Unidos.

Sin embargo, muchos de los esfuerzos actuales de conservación se concentran en los territorios protegidos existentes, suministrando zonas de amortiguación y corredores que optimizan su valor de conservación. Existen estrategias para aglutinar las pequeñas reservas naturales y otras áreas protegidas en bloques de conservación mayores. Con frecuencia las reservas naturales se insertan en una matriz más grande de hábitats gestionadas para la extracción de recursos, como la recolección de madera, el pastoreo o el cultivo agrícola (Figura 28.14). Si la protección de la diversidad biológica puede incorporarse como una prioridad

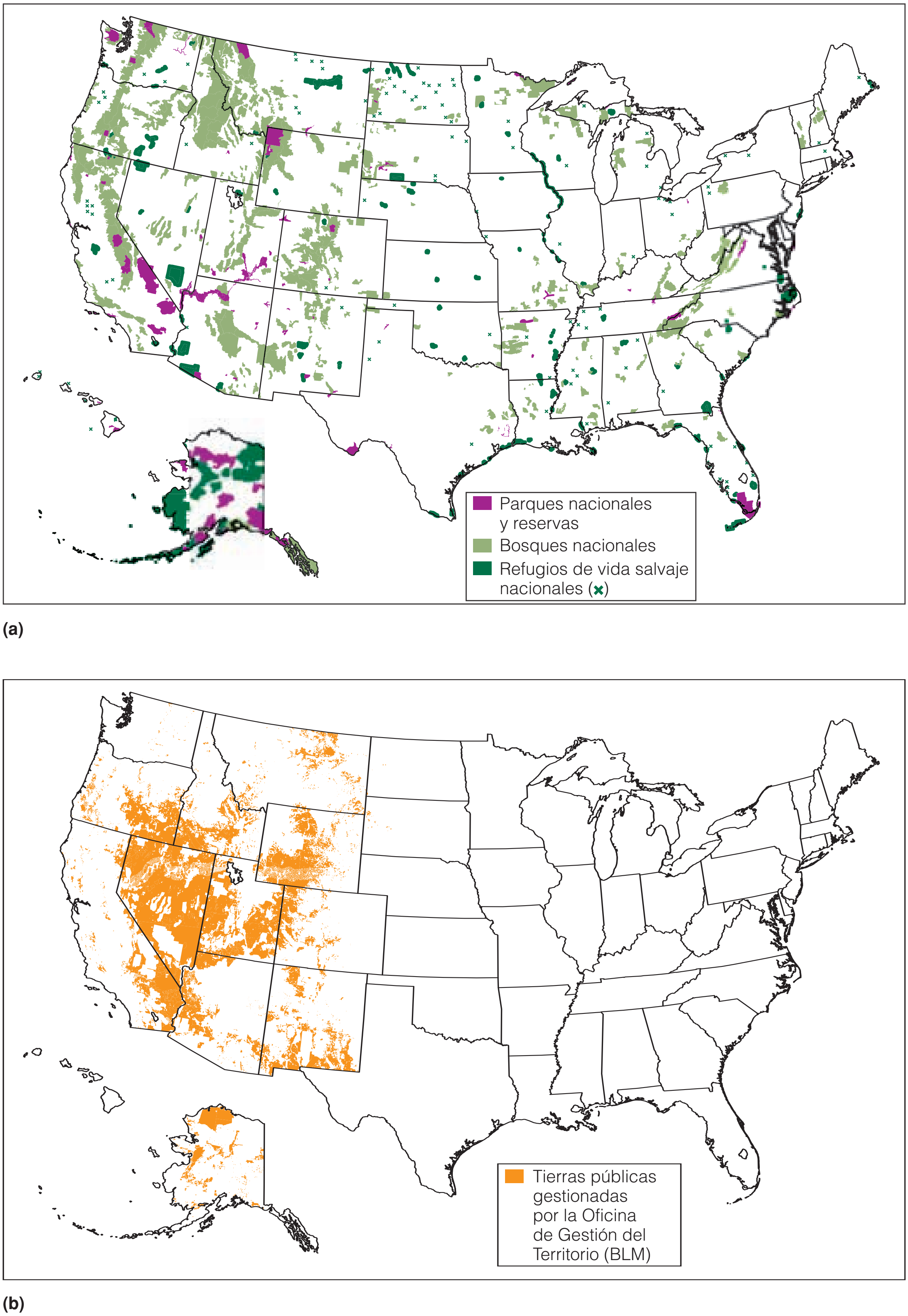

Parques nacionales y reservas
Bosques nacionales
Refugios de vida salvaje nacionales (×)
(a)
Tierras públicas gestionadas por la Oficina de Gestión del Territorio (BLM)
(b)

Figura 28.12 | **(a)** Mapa que indica la distribución de parques nacionales, refugios de vida salvaje y bosques en los Estados Unidos. **(b)** Mapa que muestra la distribución de las tierras públicas de la Oficina de Gestión del Territorio de los Estados Unidos.

Tabla 28.4 | **Áreas protegidas y gestionadas de las regiones geográficas del mundo**

Región	Áreas totalmente protegidas (categorías I-III de la UICN) Cantidad de áreas	Áreas totalmente protegidas (categorías I-III de la UICN) Tamaño (× 1.000 ha)	Áreas parcialmente protegidas (categorías IV-V de la UICN) Cantidad de áreas	Áreas parcialmente protegidas (categorías IV-V de la UICN) Tamaño (× 1.000 ha)	% de superficie protegida
África	300	90.091	446	63.952	5,2
Asia	629	105.553	1.104	57.324	5,3
América del Norte	1.243	113.370	1.090	101.344	11,7
América Central	200	8.346	214	6.446	5,6
América del Sur	487	81.080	323	47.933	7,4
Europa	615	47.665	2.538	57.544	4,7
Oceanía	1.028	53.341	184	7.041	7,1
Mundo	4.502	499.446	5.899	348.433	6,4

Fuente: UICN.

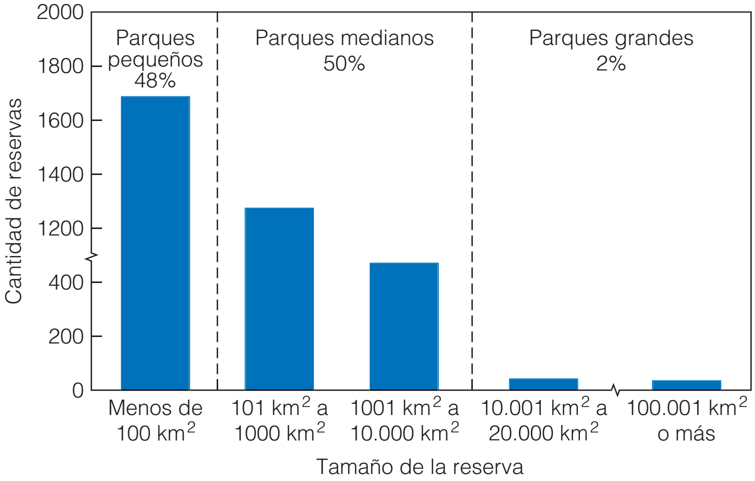


Figura 28.13 | Distribución según el tamaño de las reservas naturales en el mundo enumeradas por la UICN.

secundaria en los proyectos de administración de estos suelos, se podrá proteger a una mayor representación de especies y hábitats.

Cada vez que sea posible, un área protegida debe incluir un bloque uniforme y contiguo de tierra o agua, como una cuenca, lago o cadena montañosa, dado que permite que los gestores controlen con mayor eficacia la expansión de incendios, plagas y fuerzas destructivas del exterior debido a la actividad humana.

Un nuevo enfoque para la gestión de un sistema de reservas naturales es relacionar las áreas protegidas en un extenso sistema mediante la utilización de corredores; zonas de suelo protegido que se ubican entre las reservas (véase el Apartado 19.5 para un análisis más exhaustivo de los corredores). Éstos pueden facilitar la dispersión de plantas y animales de una reserva a otra, así como ayudar a las especies que migran de forma estacional a diferentes hábitats para alimentarse o reproducirse. Este principio se puso en práctica en Costa Rica para conectar dos reservas de vida salvaje, el Parque Nacional Braulio Carillo y la Estación Biológica La Selva. Un corredor de 7.700 ha de bosques de varios kilómetros de ancho, conocido como La Zona Protectora, se estableció para formar un vínculo que permite que por lo menos 35 especies de aves migren entre ambas áreas de conservación.

Si bien la idea de los corredores resulta intuitivamente atractiva, presenta algunas posibles desventajas. Pueden facilitar el movimiento de los incendios, especies de plaga o enfermedades.

En algunos casos poco frecuentes, se toman medidas para relacionar áreas protegidas establecidas que van más allá de la utilización de los corredores. Se están realizando

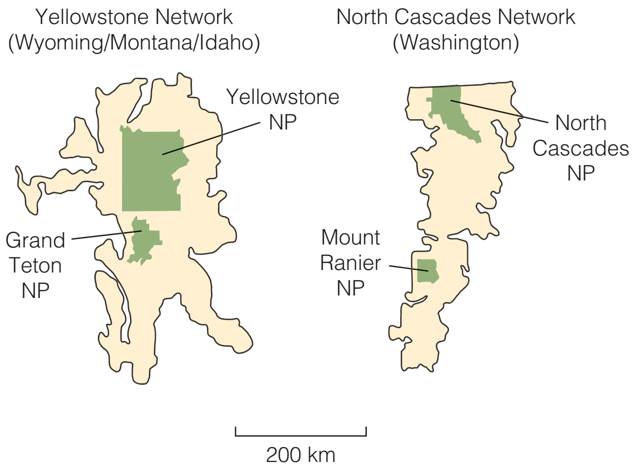


Figura 28.14 | Con frecuencia, los parques nacionales (áreas sombreadas de verde) se encuentran al lado de otras áreas de tierras públicas (sin sombrear) que gestionan diferentes agencias federales. El gobierno estadounidense en la actualidad administra extensos tramos de tierras que incluyen parques nacionales, bosques nacionales y otras tierras federales como redes de áreas naturales de modo que mantiene poblaciones de vida salvaje grandes y escasas. Este gráfico muestra dos de dichas áreas.

esfuerzos en el Sur de África para establecer el Parque transfronterizo de Great Limpopo (Figura 28.15), un esfuerzo de conservación internacional que relaciona tres parques nacionales existentes en Sudáfrica (Parque Nacional Kruger), Zimbabwe (Parque Nacional Gonarezhou) y Mozambique (Área de Vida Salvaje Coutada, Parques Nacionales Banhine y Zinave). El establecimiento del parque transfronterizo marcará una superficie de conservación de 100.000 kilómetros cuadrados, lo que lo convierte en una de las reservas naturales contiguas más grandes del mundo.

28.10 | La restauración de hábitats suele ser necesaria para el esfuerzo de conservación

En los últimos años se están realizando considerables esfuerzos para restaurar comunidades naturales afectadas por las actividades humanas, estimulando un nuevo enfoque sobre la intervención humana que se denomina **ecología de la restauración**. El objetivo de la ecología de la restauración es que un ecosistema regrese en lo posible a las condiciones que presentaba con anterioridad a la perturbación mediante la aplicación de principios ecológicos. Implica una serie de enfoques desde la reintroducción de especies y la restauración de hábitats a los intentos de restablecer comunidades enteras como ecosistemas en funcionamiento.

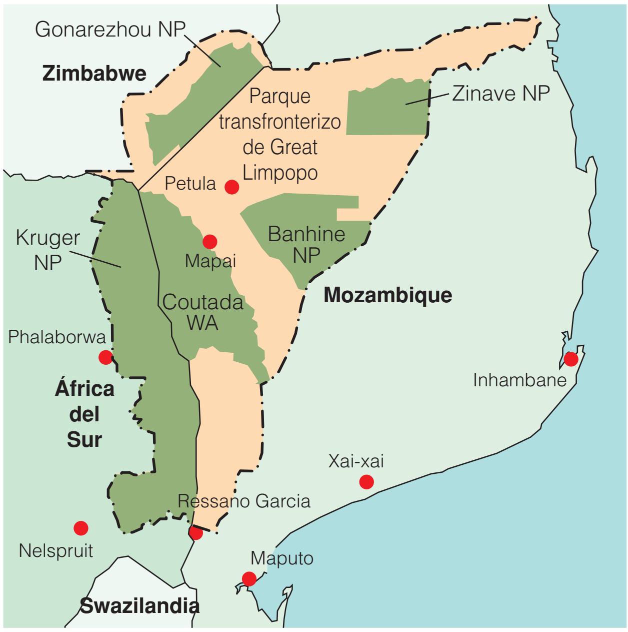


Figura 28.15 | Mapa que muestra el Parque transfronterizo de Great Limpopo, un esfuerzo de conservación internacional que implica a tres parques nacionales existentes en Sudáfrica (Parque Nacional Kruger), Zimbabwe (Parque Nacional Gonarezhou) y Mozambique (Área de Vida Salvaje Coutada, Parques Nacionales Banhine y Zinave).

El esfuerzo de restauración menos intensivo implica el rejuvenecimiento de las comunidades existentes al eliminar las especies invasoras, replantar especies nativas y reintroducir las perturbaciones naturales, tales como incendios periódicos de corta duración en praderas e incendios de suelo de baja intensidad en bosques de pinos. La restauración de lagos incluye la reducción de las entradas de nutrientes, en particular el fósforo, de las tierras circundantes que estimulan el crecimiento de algas, la restauración de plantas acuáticas y la reintroducción de especies de peces nativas en el lago. La restauración de humedales implica restaurar las condiciones hidrológicas, de modo que se inunde el humedal en el período adecuado del año, así como replantar plantas acuáticas.

La restauración más intensiva incluye la creación de la comunidad desde cero, que se lleva a cabo con mayor éxito en áreas relativamente pequeñas. Este tipo de restauración implica la preparación del sitio, la introducción de una serie de especies nativas adecuadas en el tiempo y el empleo de métodos de gestión apropiadas para mantener la comunidad, en particular contra la invasión de especies no nativas de las áreas circundantes. Un ejemplo clásico es la creación de un ecosistema de pradera en un campo de 60 acres cerca de Madison, Wisconsin (véase asimismo la introducción de la Sexta parte). La pradera anterior se había arado, pastado y abandonado. El proceso de restauración incluía destruir la maleza invasora, volver a plantar especies nativas de pradera e incendiar el sitio cada 2 a 3 años para lograr un régimen de incendios natural. Tras casi 60 años, la comunidad vegetal en la actualidad se asemeja a la pradera nativa original.

Se dedica mucha atención a la restauración de humedales que se habían perdido debido al desvío de agua o el drenaje para el desarrollo de campos. Asimismo, se desarrollan técnicas novedosas para el establecimiento de humedales en lugares en donde no existían, muchas veces con el objetivo de tratar aguas residuales y de tormentas.

28.11 | La ética ambiental es el núcleo de la conservación

En la Cumbre de la Tierra de las Naciones Unidas realizada en Río de Janeiro en 1992, más de 150 naciones firmaron la Convención sobre la Biodiversidad (firmado por el Presidente Clinton en 1993, aunque el Senado de los Estados Unidos aún debe anunciar sus recomendaciones y consentimiento para su ratificación), haciendo que la protección de la biodiversidad del planeta se convirtiera en una prioridad internacional. Si bien existen varias razones enunciadas, los argumentos respecto de la importancia de mantener la biodiversidad pueden agruparse en tres categorías: económicas, evolutivas y éticas.

El argumento económico se basa en gran parte en el interés propio. La mayoría de los productos que utilizamos provienen de organismos con los que compartimos el planeta. Sin lugar a dudas, los alimentos que consumimos proceden en su totalidad de otros organismos. Cada vez que uno adquiere un fármaco o algún otro producto farmaceútico, existe casi un 50 por ciento de probabilidad de que algunos componentes esenciales provengan de una especie salvaje. El valor de los productos medicinales derivados de dichas fuentes superan hoy en día los 40 mil millones de dólares al año. Se obtiene caucho, disolventes y papel de los árboles. El algodón, el lino, el cuero y muchos otros materiales naturales se emplean para producir ropa. La sociedad industrial moderna depende en gran medida de los recursos genéticos de la Tierra que, de un modo u otro, aportan varios productos que mejoran la calidad de vida.

Si bien los beneficios actuales del repertorio de la naturaleza son realmente asombrosos, representan sólo la punta del iceberg. Hasta el momento, los científicos sólo han realizado una observación preliminar sobre un 10 por ciento de las 250.000 especies de plantas, varias de las cuales ya han demostrado ser de enorme importancia económica. Además, apenas hemos explotado la superficie del potencial de los productos derivados del reino animal. A medida que se pierden estas especies a causa de la extinción, también desaparece su potencial para la explotación humana.

El segundo argumento para la protección de la biodiversidad se basa en la genética (véase el Capítulo 2). Los patrones actuales de biodiversidad surgen como resultado de procesos ecológicos y evolutivos que han actuado en especies que existieron en el pasado. Los procesos de mutación, mezcla de información genética por medio de la reproducción sexual, y de selección natural, junto con el ingrediente esencial del tiempo, dan origen a las nuevas especies. Todas las especies finalmente se extinguen, muchas de las cuales no dejan rastros de su presencia pasada salvo impresiones fósiles enterradas a grandes profundidades de la Tierra. Otras, no obstante, desaparecen gradualmente después de dar origen a nuevas especies. Por ejemplo, se cree que las aves modernas pueden rastrear su historia evolutiva al primer ejemplar conocido como *Archaeopteryx*, que vivió en el período Jurásico (el registro fósil lo data hace 145 millones de años). Si el *Archaeopteryx* hubiere desaparecido antes de actuar como la semilla evolutiva de más aves modernas, la variedad de vida que se observa en los alimentadores de aves de los jardines sería sumamente diferente a la actual. Del mismo modo, la extinción masiva de las especies modernas limita la evolución potencial de la diversidad de especies en el futuro.

La tercera categoría de argumentos a favor de la conservación de la biodiversidad se basa en la ética. Los humanos son sólo una de las millones de especies que habitan la Tierra, además de ser habitantes relativamente nuevos en la larga historia evolutiva de la vida en el planeta. El reaccionar ante el ambiente circundante y alterarlo forma parte de la naturaleza de todos los organismos, aunque es poco probable que alguna otra especie en la historia de la Tierra haya tenido un impacto tan notable en el ambiente en un lapso tan breve. La cuestión fundamental que enfrenta la humanidad es de naturaleza moral: ¿hasta qué grado permitiremos que las actividades humanas sigan ocasionando la extinción de decenas de miles de especies con quienes compartimos el planeta? Es en torno a esta cuestión que se centrará el debate sobre el valor de la biodiversidad. Los argumentos basados en la economía irán cayendo en desuso a medida que la tecnología permita sintetizar medicamentos y otros productos actualmente fabricados de productos vegetales y animales, y las preocupaciones sobre el futuro evolutivo del planeta parecerán demasiado abstractas cuando se evalúen contra las necesidades de la creciente población humana. La ciencia puede ayudar a identificar y cuantificar el problema, pero la solución radica más allá del reino de la ciencia. Implica cuestiones sociales, económicas y éticas que influyen en nuestras vidas. A diferencia de los diversos problemas de la sociedad que la ciencia debe resolver, éste se trata de un problema que la ciencia puede identificar pero que depende de que los miembros de la sociedad —incluyéndolo a Usted— lleguen a una solución.

Resumen

Destrucción del hábitat (28.1)

La causa principal de las extinciones de especies es la destrucción del hábitat que se produce como resultado de la expansión de poblaciones y actividades humanas. Históricamente la principal causa de transformación de la Tierra ha sido la expansión de los campos agrícolas a fin de atender a las necesidades de una creciente población humana. Las regiones tropicales del mundo han sido el principal centro de atención, debido a la diversidad de especies desproporcionadamente elevada (véase el Apartado 26.3) y las presiones de las poblaciones crecientes y el desarrollo económico.

La cantidad de bosques por sí sola no constituye un indicador adecuado del estado de un ecosistema forestal desde el punto de vista de la conservación, dado que la mayor parte de los bosques del mundo se encuentran altamente fragmentados y se enfrentan a una permanente presión de las actividades humanas.

Especies invasoras (28.2)

Las plantas y animales no autóctonos, introducidos de forma intencionada o fortuita, con frecuencia ocasionan la extinción de especies nativas vulnerables mediante la depredación, el pastoreo, la competencia y la alteración del hábitat.

Susceptibilidad a la extinción (28.3)

No todas las especies son igualmente susceptibles a la extinción debido a las actividades humanas. La susceptibilidad de una especie a la extinción se relaciona con una serie de características del ciclo vital que afectan su vulnerabilidad frente a las actividades humanas y los desastres naturales. Las especies endémicas son particularmente susceptibles a la extinción debido a que la pérdida del hábitat en la única región geográfica en la que se encuentran producirá como resultado la pérdida total del hábitat para dicha especie. Del mismo modo, las especies que migran de forma estacional dependen de dos o más tipos de hábitat diferentes en distintas regiones geográficas. Otras características incluyen poblaciones (o metapoblaciones) pequeñas, hábitats especializados y especies que entran en conflicto directo con las actividades humanas.

Especies amenazadas (28.4)

El desarrollo de un método cuantitativo de clasificación que permita la definición de las especies amenazadas y en peligro de extinción resulta crucial para los esfuerzos de conservación. Dicho sistema proporciona un estándar según el cual las comunidades científicas pueden revisar y evaluar las decisiones.

Puntos calientes de biodiversidad (28.5)

El concepto de puntos calientes de biodiversidad se desarrolló con el fin de resolver el dilema que enfrentan los conservacionistas: ¿qué áreas son más importantes para la protección de especies? Las 25 regiones de biodiversidad de la Tierra que la UICN ha designado como puntos calientes contienen el 44 por ciento de las especies vegetales y 35 por ciento de las especies de vertebrados terrestres en sólo 1,4 por ciento de la superficie del planeta.

Protección de poblaciones (28.6)

Debido a que las especies en peligro de extinción se presentan en unas pocas o incluso una única población, la protección de poblaciones es la clave para la preservación de estas especies. Estas poblaciones se limitan a las áreas protegidas y cualquier proyecto de conservación requiere la protección de la mayor cantidad de individuos posibles en la mayor superficie posible. La población viable mínima para determinada especie es la cantidad de individuos necesarios para asegurar la supervivencia a largo plazo de una especie. La superficie de hábitat adecuado necesaria para mantener la población viable mínima se denomina superficie dinámica mínima.

Las especies rara vez se desarrollan en una única población; por el contrario, suelen encontrarse en un conjunto de subpoblaciones semi aisladas, conectadas entre sí mediante la dispersión: metapoblaciones. La persistencia de una metapoblación es el resultado de una compleja dinámica entre las subpoblaciones.

Reintroducción (28.7)

En algunos casos, salvar a las especies de lo que parecería un inevitable declive a la extinción exige la acción directa de los ecólogos de la conservación: el establecimiento de nuevas poblaciones mediante trasplantes y reintroducciones.

Conservación del hábitat (28.8)

A pesar de la necesidad de enfocar los esfuerzos de conservación en especies individuales que se encuentran amenazadas y en peligro de extinción, la manera más eficaz de proteger la diversidad biológica global es por medio de la protección de hábitats o comunidades ecológicas enteras. A diferencia del enfoque poblacional a la conservación, el enfoque basado en la comunidad requiere una comprensión de las relaciones entre los patrones globales de diversidad biológica y las características del paisaje. Las superficies grandes contienen una mayor cantidad de especies que las pequeñas y, si los demás factores se mantienen iguales, es mejor proteger la mayor superficie posible para los fines de la conservación de la diversidad biológica global.

Áreas protegidas (28.9)

Dadas las crecientes presiones de la población humana sobre el territorio, la protección de la diversidad biológica depende cada vez más del establecimiento de áreas protegidas designadas por la ley. Sin lugar a dudas, la mayor superficie de suelos protegidos forma parte de las tierras públicas. Los suelos protegidos difieren en el grado de protección, en el que varias categorías cuentan con múltiples fines, incluyendo la extracción de recursos. Muchos de los esfuerzos actuales en la conservación se concentran en los territorios protegidos existentes y el establecimiento de zonas de amortiguación y corredores que mejoran el valor de conservación.

Restauración del hábitat (28.10)

Se realizan considerables esfuerzos para restaurar las comunidades naturales afectadas por las actividades humanas, un nuevo enfoque sobre la intervención humana que se denomina *ecología de la restauración*. El objetivo de la ecología de la restauración es permitir que un ecosistema regrese en lo posible a las condiciones que presentaba con anterioridad a la perturbación mediante la aplicación de principios ecológicos. Implica una serie de enfoques desde la reintroducción de especies y la restauración de hábitats a los intentos de reestablecer comunidades enteras como ecosistemas en funcionamiento.

Ética ambiental (28.11)

Los argumentos a favor de la importancia de mantener la biodiversidad pueden agruparse en tres categorías: económicos, evolutivos y éticos.

Preguntas de estudio

1. ¿Cuál es la causa principal de las extinciones de especies actuales?
2. Analice las diversas maneras en que las especies introducidas, no nativas de plantas y animales pueden alterar una comunidad, llevando al declive de las especies nativas. Considere el papel de la interacción entre especies en la estructura y la dinámica de comunidad presentadas en la quinta y la sexta parte.
3. ¿Qué es una especie endémica?
4. Enumere tres características que podrían hacer que una especie sea más susceptible a la extinción.
5. ¿Qué es un punto caliente de biodiversidad? ¿Qué papel desempeñan potencialmente en los esfuerzos de conservación?
6. ¿Cuál es la relación general entre el tamaño poblacional y la probabilidad de extinción local?
7. ¿Qué es una población viable mínima? ¿Qué es un área dinámica mínima? ¿Cómo se relacionan ambos términos?
8. ¿Qué es la ecología de la restauración?
9. Indique tres explicaciones posibles para la relación observada entre la diversidad de especies y la superficie.
10. Señale dos motivos por los que debemos preocuparnos por la tasa actual de extinción de especies.

Bibliografía adicional

Leopold, Aldo. 1949. (varias ediciones) *A Sand County Almanac*. A Conservation Classic. Nueva York: Oxford.

El ensayo «Land Ethic» tuvo una fuerte influencia en el desarrollo de la ética ambiental.

Mittermeier, R. A., N. Myers, P. R. Gil, y C. G. Mittermeier. 1999. *Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. Ciudad de Méjico, Méjico: CEMEX Conservation International.

Este fabuloso volumen proporciona un atlas de los puntos calientes de biodiversidad presentados en la Figura 28.7. Fotografías extraordinarias.

Noon, B. R., y K. S. McKelvey. 1996. Management of the spotted owl: A case study in conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:135-162.

Un excelente caso de estudio en la conservación de esta especie de ave amenazada del Noroeste del Pacífico.

Primack, R. B. 1998. *Essentials of conservation biology*, 2da ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Se trata de un excelente libro introductorio para los estudiantes interesados en el tema de la ecología de conservación.

Ray, C., y J. McCormick-Ray. 2004. *Coastal marine conservation: Science and policy*. Madden, MA: Blackwell Publishing.

Este texto explora los temas relativos a costas y herramientas de conservación y vínculos entre la ciencia y la política de conservación. Se incluyen tres casos de estudio representando tres regiones: la Bahía Chesapeake templada, el Mar de Bering subártico y las Bahamas tropicales.

Soulé, M. E. 1995. What is conservation ecology? *BioScience* 35:727-734.

Este estudio constituye una excelente introducción a la filosofía y ciencia de la ecología de la conservación.

Capítulo 29 | Cambio climático global

29.1 Los gases de efecto invernadero influyen en el balance energético y en el clima de la Tierra
29.2 La concentración atmosférica de dióxido de carbono está en aumento
29.3 Seguimiento del destino de las emisiones de CO_2
29.4 Las concentraciones atmosféricas de CO_2 afectan a la absorción de CO_2 por parte de los océanos
29.5 Las plantas responden al aumento del nivel de CO_2 atmosférico
29.6 Los gases de efecto invernadero están cambiando el clima global
29.7 Los cambios climáticos afectarán a los ecosistemas en muchos niveles
29.8 El cambio climático modificará la distribución global de los ecosistemas
29.9 El calentamiento global podría elevar el nivel del mar y afectar a los ambientes costeros
29.10 El cambio climático afectará a la producción agrícola
29.11 El cambio climático afectará directa e indirectamente a la salud humana
29.12 La comprensión del cambio global requiere del estudio de la ecología a escala global

El término *cambio climático global* es redundante. El cambio es inherente al sistema climático de la Tierra. Por ejemplo, aunque la inclinación del eje de la Tierra con respecto al Sol es de 23,5º, lo cual produce las estaciones (véase el Capítulo 3), la Tierra se balancea realmente. Efectivamente, la inclinación del eje de la Tierra varía entre 22,5º y 24º. El grado de inclinación de la rotación de la Tierra afecta a la cantidad de luz solar que incide sobre las diferentes zonas del globo e influye sobre los patrones climáticos globales. Esta variación en la inclinación de la Tierra ocurre durante un ciclo de 41.000 años y es en gran parte responsable de las Eras de Hielo (períodos de expansión y retirada glacial) (véase el Apartado 18.9).

A su vez, las variaciones en el clima de la Tierra tienen un profundo efecto sobre la vida. La paleoecología ha registrado la respuesta de poblaciones, comunidades y ecosistemas a los cambios climáticos durante períodos de expansión y retirada glacial en los últimos 100.000 años (véanse Figuras 18.16 y 18.18). En una escala de tiempo aún más prolongada, el registro fósil relata la historia de un cambio evolutivo como resultado de la dinámica del clima de la Tierra en el tiempo geológico. En este texto, hemos visto innumerables ejemplos de cómo influye el clima en la función de los ecosistemas naturales; desde la absorción de dióxido de carbono por parte de las hojas en el proceso de fotosíntesis a la distribución y productividad de los ecosistemas de la Tierra. Pero ahora nos hemos adentrado en una nueva era en la historia de la vida de nuestro planeta, era en la cual una sola especie (los seres humanos) puede tener la capacidad de alterar el clima de la Tierra.

En este capítulo, examinamos de qué manera las actividades humanas están cambiando la química de la atmósfera y cómo estos cambios pueden alterar el clima de la Tierra. Luego exploraremos de qué forma estos cambios pronosticados en el clima terrestre tienen el potencial de producir un impacto sobre los sistemas ecológicos, al cambiar la distribución de las especies, alterar sus interacciones y esencialmente influir en la distribución y productividad de los ecosistemas. También exploraremos de qué manera estos cambios en el clima de la Tierra y en los ecosistemas tienen un potencial para afectar directamente la salud y el bienestar de la población humana.

29.1 | Los gases de efecto invernadero influyen en el balance energético y en el clima de la Tierra

Muchos compuestos químicos naturalmente presentes en la atmósfera de la Tierra, principalmente el vapor de agua (H_2O), el dióxido de carbono (CO_2) y el ozono (O_3), absorben la radiación térmica (de onda larga) emitida por la superficie y la atmósfera de la Tierra. La atmósfera se calienta por este mecanismo y, a su vez, emite radiación térmica y una parte significativa de su energía actúa para calentar la superficie y la capa inferior de la atmósfera (véanse el Apartado 3.1 y la Figura 3.3). En consecuencia, la temperatura promedio del aire de la superficie de la Tierra es aproximadamente 30 °C más elevada de lo que sería sin la absorción atmosférica y la re-radiación de energía térmica. Este fenómeno se conoce popularmente como **efecto invernadero** y los gases responsables del efecto también se llaman **gases de efecto invernadero**.

Como se trató en el Capítulo 3 (Apartado 3.1), con el tiempo, la cantidad de energía que llega desde el Sol a la superficie de la Tierra deberá ser aproximadamente equivalente a la cantidad de energía irradiada nuevamente al espacio, para que la temperatura media de la superficie de la Tierra permanezca aproximadamente constante. Sin embargo, desde que comenzó el período industrial (véase la introducción de la Octava parte), las concentraciones de gases de efecto invernadero en la atmósfera de la Tierra han aumentado drásticamente. Debido a la función de los gases de efecto invernadero de mantener el balance energético de la Tierra, ha surgido la preocupación sobre el impacto potencial del aumento de las concentraciones de gas de efecto invernadero sobre el sistema climático global.

29.2 | La concentración atmosférica de dióxido de carbono está en aumento

Aunque las actividades humanas han aumentado la concentración de una variedad de gases de efecto invernadero, la principal preocupación se centra en el CO_2. La concentración atmosférica de CO_2 ha aumentado más del 25 por ciento durante los últimos 100 años. La evidencia de este aumento proviene principalmente de las observaciones continuas del nivel de CO_2 atmosférico iniciadas en 1958 en Mauna Loa, Hawai por Charles Keeling (Figura 29.1) y de registros paralelos en todo el mundo. Las evidencias antes de las observaciones directas de 1958 provienen de varias fuentes, inclusive el análisis de burbujas de aire atrapadas en el hielo de los glaciares en Groenlandia y en la Antártica.

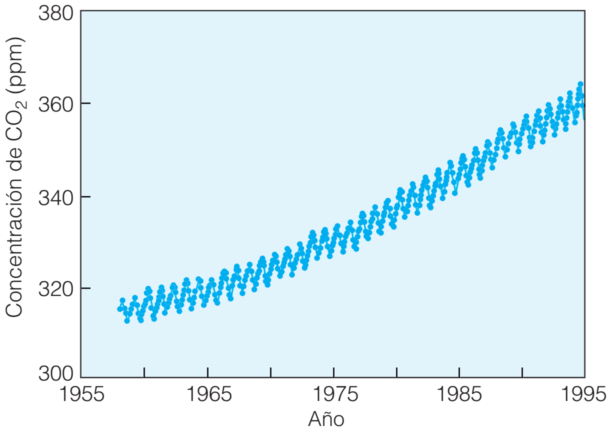


Figura 29.1 | Concentración de CO_2 atmosférico en el Observatorio de Mauna Loa, Hawai. Los puntos indican promedios mensuales. (Adaptado de Keeling y Wohrf 1994.)

Mediante la reconstrucción de las concentraciones de CO_2 atmosférico durante los últimos 300 años, observamos valores que fluctúan entre 280 y 290 ppm hasta mediados del siglo XIX (figura 29.2). Después del comienzo de la Revolución Industrial el valor aumentó de forma constante, y se elevó exponencialmente a partir de la mitad del siglo XIX. El cambio refleja la combustión de combustibles fósiles (carbón, petróleo y gas) como fuente energética para las naciones industrializadas (Figura 29.3).

En 1995, el 73 por ciento del total de las emisiones de CO_2 por combustión de combustibles fósiles provino de los países desarrollados. Estados Unidos es la fuente más grande, responsable del 24 por ciento del total, con emisiones de carbono por persona que actualmente superan las 5 tonela-

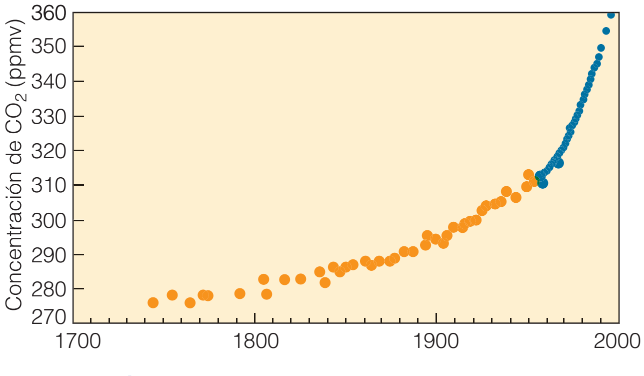
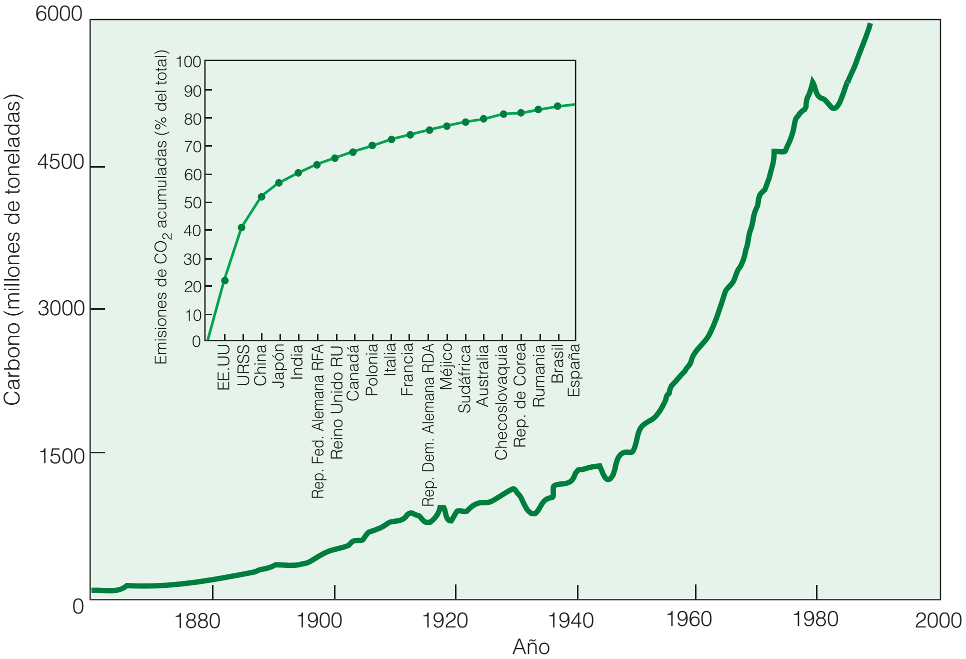


Figura 29.2 | Record histórico de CO_2 atmosférico durante los últimos 300 años. Se estiman los datos previos a la observación directa (desde 1958 al presente) mediante diversas técnicas, inclusive el análisis del aire atrapado en las placas de hielo de la Antártica. (Adaptado de Watson y col. 1996.)

Figura 29.3 | Record histórico de emisión anual de CO_2 a la atmósfera por combustión de combustibles fósiles desde 1860. La entrada muestra las cantidades acumulativas de emisiones de CO_2 de las 20 naciones de mayor emisión de CO_2 en 1995 trazadas como proporción de las emisiones totales. (Adaptado de Marland y Boden 1993.)



das por año. Durante las próximas décadas, el 90 por ciento del crecimiento de la población mundial tendrá lugar en los países en desarrollo, algunos de los cuales también están experimentando un rápido desarrollo económico. El uso de energía per cápita en los países en desarrollo, que actualmente es solamente de 1/10 a 1/20 del nivel de EE.UU., también aumentará. Se espera que China, que actualmente es la segunda mayor fuente de emisiones de CO_2, desplace a los Estados Unidos en el primer puesto para el año 2015.

La combustión de combustibles fósiles no es la única causa del aumento de la concentración atmosférica de CO_2. La deforestación también es una causa importante (Figura 29.4). Las zonas boscosas normalmente se talan y queman para el cultivo. Aunque los árboles pueden talarse para la madera y la pasta de papel, una gran parte de la biomasa, de la capa de hojarasca y materia orgánica del suelo se queman, liberando el carbón a la atmósfera como CO_2.

Los cálculos de la contribución de las zonas deforestadas al CO_2 atmosférico son complejos. Después de la tala forestal de tierras gestionadas para producción forestal del cultivo y posterior abandono de algunas tierras, la vegetación y la materia orgánica del suelo se restablecen. Calculamos la contribución neta a la atmósfera como la diferencia entre el CO_2 liberado durante la tala y quemado y el CO_2 absorbido por fotosíntesis y la acumulación de biomasa durante el restablecimiento. En un tiempo, los científicos usaron las estimaciones regionales de crecimiento poblacional y el uso de la tierra (plantación forestal y agricultura) junto con modelos simples y sucesión de la vegetación del suelo para calcular la contribución motivada por el cambio en el uso de la tierra. Las estimaciones más recientes utilizan imágenes por satélite para cuantificar estos cambios (véanse los ejemplos de las Figuras 27.19 y 28.3).

29.3 | Seguimiento del destino de las emisiones de CO_2

Los científicos estiman que la cantidad anual media de carbono liberado a la atmósfera durante la década de los 90 fue de 8,5 gigatoneladas (una gigatonelada, Gt, son 10^9 toneladas); aproximadamente 6,3 por combustión de combustibles fósiles y 2,2 por cambios en el uso de la tierra (deforestación). Para poner esta cifra en perspectiva, si el peso medio de un ser humano es 70 kg (aproximadamente 150 libras), una gigatonelada sería el peso de más de 14 mil millones de personas o más del doble de la población mundial.

Las mediciones directas del CO_2 atmosférico durante ese mismo período muestran una acumulación anual de carbono en la atmósfera de sólo 3,2 gigatoneladas. La diferencia, 5,3 gigatoneladas, debe haber circulado desde la atmósfera hacia los otros reservorios principales en el ciclo del carbono global (véase la Figura 22.5), los océanos y ecosistemas terrestres. Para determinar el destino del CO_2 emitido a la atmósfera por la combustión de combustibles fósiles se requiere del aporte de una variedad de disciplinas científicas, así como de una gran dosis de trabajo de detective.

El proceso de difusión controla la absorción de dióxido de carbono desde la atmósfera a los océanos (véase el Apar-

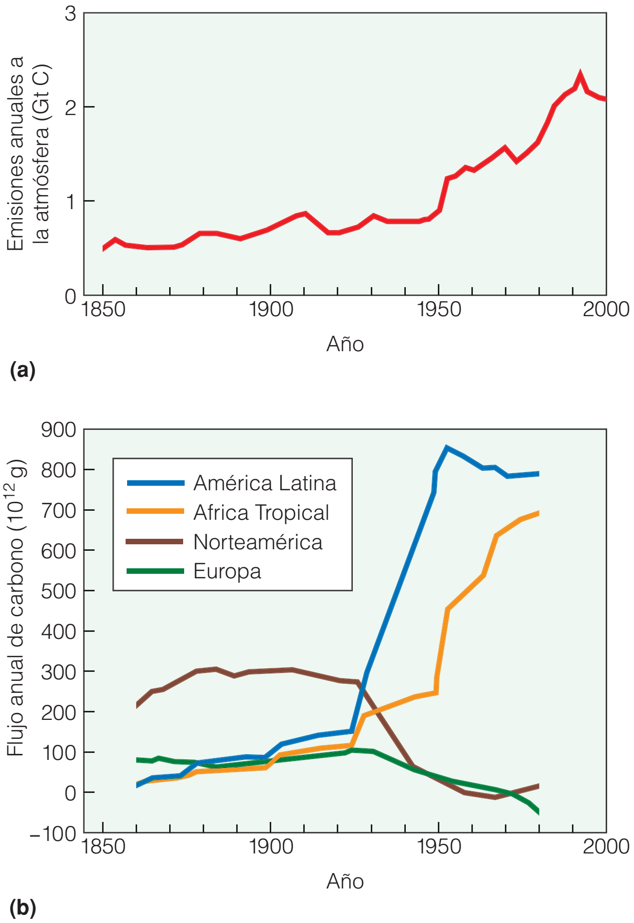


Figura 29.4 | Record histórico de ingreso anual de CO_2 a la atmósfera por la tala y quema de bosques **(a)** a nivel mundial y **(b)** en regiones geográficas seleccionadas: América Latina, África Tropical, Norteamérica y Europa. (Adaptado de Houghton 1997.)

tado 4.7). Debido a que los procesos físicos controlan ampliamente esta transferencia, los científicos pueden hacer estimaciones precisas. El cálculo de la absorción anual de dióxido de carbono por parte de los océanos para el período de los años 90 es de 2,4 gigatoneladas. Por el contrario, aunque generalmente los procesos que controlan el intercambio de carbono entre los ecosistemas terrestres y la atmósfera se comprenden bien, la cuantificación de estos procesos a una escala de regional a mundial es extremadamente difícil. Como resultado, se usa un proceso simple de descarte para calcular la absorción global de carbono por parte de los ecosistemas terrestres. El carbono que se ha emitido durante un período de tiempo específico pero que no puede representarse con las mediciones de la concentración de carbono atmosférico o con estimaciones de la absorción oceánica se relega a los ecosistemas terrestres:

Absorción neta por parte
de los ecosistemas terrestres
0,7 Gt

Emisiones por combustibles fósiles	−	Aumento atmosférico	−	Absorción del océano
6,3 Gt		3,2 Gt		2,4 Gt

Utilizando este enfoque, los ecosistemas terrestres de la Tierra constituyen un sumidero neto de carbono, con una absorción anual neta de carbono de la atmósfera de 0,7 Gt. Sin embargo, como se presenta arriba, los científicos estiman que la deforestación produjo un aporte anual de 2,2 Gt de carbono a la atmósfera desde los ecosistemas terrestres durante ese período, no una absorción neta de 0,7 Gt. Por lo tanto, existe una discrepancia de 2,9 Gt por año (2,2 + 0,7 Gt) en este análisis. Esta discrepancia se ha llamado el problema del «carbono perdido». Los términos de la ecuación del carbono global presentados arriba se muestran gráficamente para el período 1850-2000 en la Figura 29.5.

Algunos estudios sugieren que toda posible absorción neta de carbono por parte de los ecosistemas terrestres puede ser el resultado de la reforestación en las regiones templadas del hemisferio Norte. El nuevo crecimiento de bosques siguió al abandono a gran escala de tierras defores-

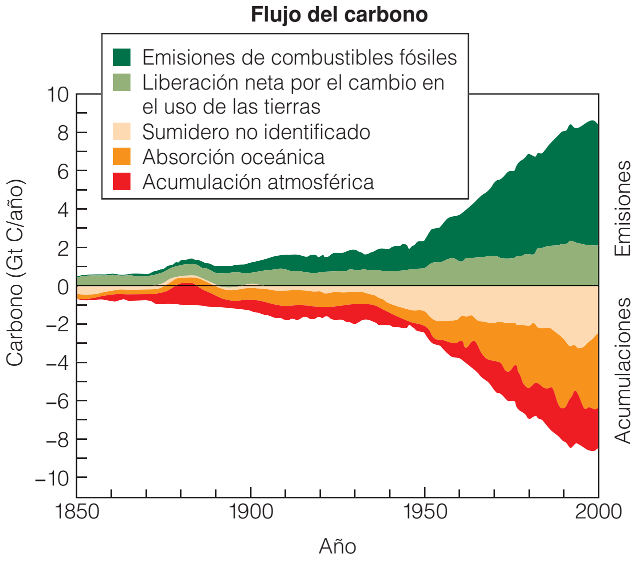


Figura 29.5 | Se presentan gráficamente diversas liberaciones y acumulación de carbono asociadas con el ciclo del carbono global para el período 1850-2000. El sumidero no identificado se refiere al «carbono perdido.» (Adaptado de www.whr,org/missingc.htm.). Vaya a GRAPHit! en **www.ecologyplace.com** para ver las tendencias en la contaminación por emisiones.

tadas para la agricultura durante la última parte del siglo XIX y primera parte del siglo XX (véase Cuestiones de ecología: Bosques americanos). Aunque la reforestación no ha demostrado constituir una solución al problema del balance del ciclo del carbono global, ciertamente es un componente clave. Para determinar el destino del aporte de carbono a la atmósfera durante la combustión de combustibles fósiles es necesario entender los procesos que controlan el intercambio de carbono entre los principales componentes del ciclo del carbono global y de qué manera las transferencias podrían ser influidas por el aumento de las concentraciones atmosféricas de CO_2.

29.4 | Las concentraciones atmosféricas de CO_2 afectan a la absorción de CO_2 por parte de los océanos

El dióxido de carbono se difunde desde la atmósfera a las aguas superficiales del océano, donde se disuelve y sufre varias reacciones químicas, incluso la transformación a carbonatos y bicarbonatos (véase el Apartado 4.7). La tasa de difusión desde la atmósfera a las aguas superficiales del océano es una función del gradiente de difusión (diferencia de concentraciones) y, por lo tanto, cuando se eleva la concentración de CO_2 en la atmósfera, aumenta la difusión de CO_2 en las aguas superficiales.

Debido a sus volúmenes, los océanos tienen el potencial de absorber la mayor parte del carbono que se está transfiriendo a la atmósfera por combustión de combustibles fósiles y deforestación. Este potencial no se realiza porque los océanos no actúan como una esponja homogénea, absorbiendo CO_2 de igual manera en el volumen total de agua.

Como se mencionó en los Capítulos 4 (Apartado 4.4) y 21 (Apartado 21.8), los océanos efectivamente funcionan como dos capas: las aguas superficiales y las aguas profundas (véase la Figura 4.7). La profundidad promedio de los océanos es de 2.000 m. La radiación solar interceptada calienta las aguas superficiales. Dependiendo del nivel de radiación que llega a la superficie, la zona de aguas calientes puede oscilar entre 75 y 200 m de profundidad. La temperatura media de esta capa superficial es de 18 ºC. El resto del perfil vertical (de 200 a 2.000 m de profundidad) son aguas profundas, cuya temperatura media es de 3 ºC. La transición entre estas dos zonas es abrupta; la llamamos termoclina (véanse los Apartados 47 y 21.18). En efecto, los océanos pueden considerarse como una delgada capa de agua templada que flota sobre una capa mucho más profunda de agua fría. La diferencia de temperatura entre estas dos capas conduce a la separación de muchos procesos. La turbulencia causada por los vientos mezcla las aguas superficiales, transfiriendo el CO_2 absorbido en la superficie hacia las aguas de debajo. Sin embargo, debido a la termoclina, esta mezcla no se extiende a las aguas profundas. La mezcla entre las aguas superficiales y las aguas profundas depende de las profundas corrientes oceánicas causadas por el hundimiento de las aguas superficiales cuando se mueven hacia los polos (véanse los Apartados 3.5 y 4.8) (Figura 29.6). Este proceso ocurre desde hace cientos de años y limita la absorción a corto plazo de CO_2 por parte de las aguas profundas. El resultado es que la cantidad de CO_2 que puede ser absorbida por los océanos a corto plazo es limitada, a pesar del gran volumen de agua.

29.5 | Las plantas responden al aumento del nivel de CO_2 atmosférico

El dióxido de carbono fluye desde la atmósfera a los ecosistemas terrestres por medio de la fotosíntesis (véase el Apartado 6.1). Para entender en qué forma las concentraciones de CO_2 atmosférico en aumento influyen en la productividad de los ecosistemas terrestres, debemos comprender cómo responde la fotosíntesis en un ambiente enriquecido con CO_2.

Las elevadas concentraciones de CO_2 atmosférico tienen dos efectos directos, a corto plazo sobre las plantas. En primer lugar, aumentan la tasa de fotosíntesis. Recuérdese que el CO_2 se difunde desde el aire a la hoja a través de los estomas (véase el Apartado 6.3). Cuanto mayor es la concentración de CO_2 en el aire externo, mayor la tasa de difusión de la hoja.

Una tasa más alta aumenta la disponibilidad de CO_2 para la fotosíntesis en las células del mesófilo de la hoja, de manera que generalmente produce una mayor tasa de fotosíntesis. Las mayores tasas de difusión y fotosíntesis bajo concentraciones atmosféricas elevadas de CO_2 se han llamado **efecto de fertilización de CO_2**.

En segundo lugar, concentraciones atmosféricas elevadas de CO_2 provocan el cierre parcial del estoma para reducir la pérdida de agua debida a la transpiración. Así, bajo niveles de CO_2 elevados, las plantas aumentan su eficiencia en el uso del agua (absorción de carbono/pérdida de agua).

Sin embargo, los efectos de la exposición prolongada a altos niveles de CO_2 sobre el crecimiento y el desarrollo de las plantas, pueden ser más complicado. Los ecólogos de la vegetación Hendrik Poorter y Marta Pérez-Soba, de la Universidad de Utrecht en Holanda, revisaron los resultados de más de 600 estudios experimentales en los cuales se examinó el crecimiento de plantas crecidas bajo alto nivel de dióxido de carbono. En estos estudios se examinó una amplia variedad de especies de plantas que representan las tres vías fotosintéticas: C_3, C_4 y CAM (véase el Capítulo 6). Sus resultados revelaron que las especies C_3 responden con mayor fuerza a altos niveles de CO_2, con un aumento promedio de la biomasa del 47 por ciento (Figura 29.7). Los datos de la

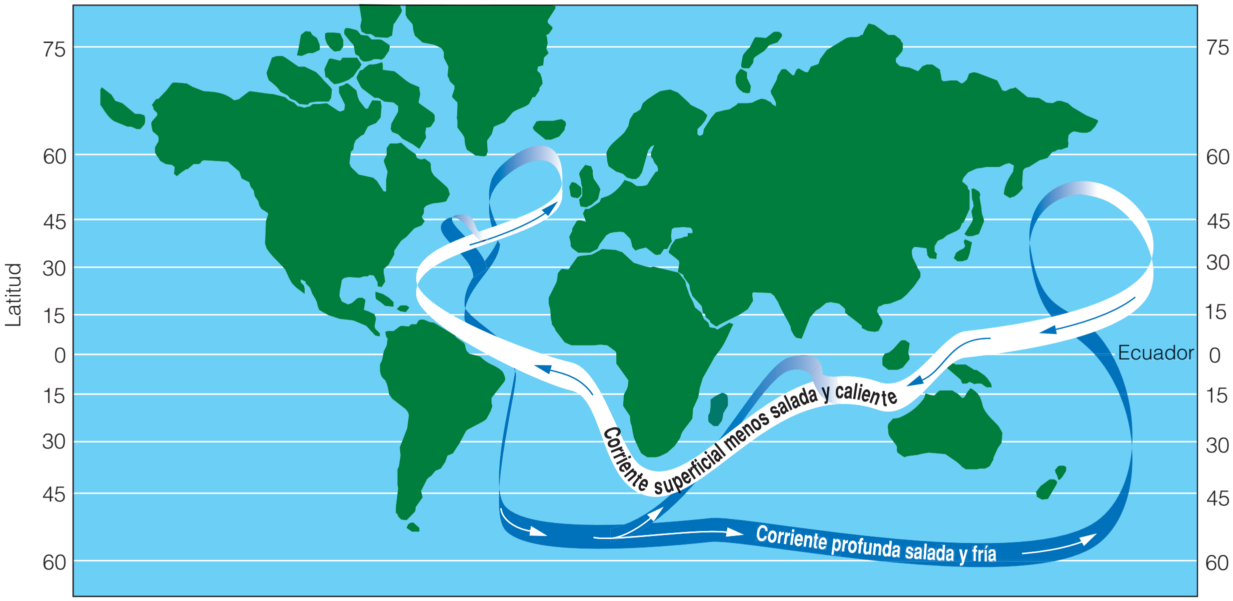

Latitud
75
60
45
30
15
0
15
30
45
60
Ecuador
Corriente superficial menos salada y caliente
Corriente profunda salada y fría

Figura 29.6 | El principal patrón de circulación oceánica global se llama sistema de transporte oceánico. Las aguas superficiales del Atlántico, que fluyen hacia el Norte desde los trópicos, se enfrían y se hunden cuando alcanzan las latitudes subárticas. Después de hundirse, esta agua forma parte de la enorme y profunda contracorriente hacia el Sur que alcanza al final la Antártida. Desde aquí, corrientes frías, densas de agua profunda se extienden hacia el Norte por el Océano Pacífico, equilibradas por un retorno poco profundo que forma un largo bucle que se extiende desde el Pacífico Norte al Océano Índico y de nuevo al Atlántico. Investigaciones recientes muestran que la ruta superficial (agua templada) del Sur de África es débil e intermitente y efectivamente separa la circulación global en dos células a gran escala.

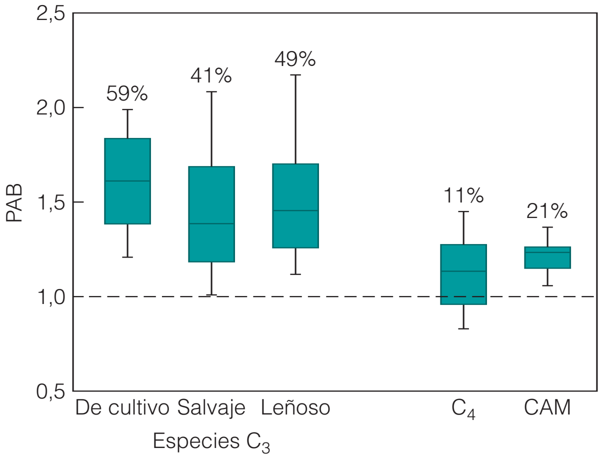


Figura 29.7 | Distribución de la proporción de aumento de la biomasa (PAB) para varios tipos funcionales de las especies. La PAB es la relación de crecimiento de la biomasa en niveles ambiente y altos de CO_2. Las distribuciones se basan en 280 especies de C_3, 30 de C_4 y 6 de CAM. Las especies C_3 estaban separadas en tres grupos: de cultivo, herbáceas salvajes y especies leñosas. Los recuadros indican la distribución del rango de observación. La línea representa el valor medio, el cuadro inferior el percentil 25 y el cuadro superior el percentil 75. Las barras de error dan los percentiles de 10 a 90. (Adaptado de Poorter y Pérez-Soba 2002.)

respuesta de las especies CAM fue limitada, pero la respuesta media para las 6 especies que se registraron fue del 21 por ciento. Las especies C_4 examinadas también respondieron en forma positiva al alto nivel de CO_2, con un aumento medio del 11 por ciento.

Dentro de las especies C_3, de media, las especies de cultivo muestran el mayor aumento de la biomasa (59 por ciento) y las plantas herbáceas salvajes el más bajo (41 por ciento). La mayoría de los experimentos con especies leñosas se desarrolló sobre plántulas, cubriendo por lo tanto sólo una pequeña parte de su ciclo de vida. La estimulación del crecimiento de las plantas leñosas fue de una media del 49 por ciento.

En algunos estudios, el aumento de los efectos a altos niveles de CO_2 sobre el crecimiento de las plantas es de corta duración (Figura 29.8) debido a que algunas plantas producen menos enzima fotosintética rubisco bajo altos niveles de CO_2, reduciendo la fotosíntesis a tasas comparables a aquellas medidas con menores concentraciones de CO_2, un fenómeno llamado «regulación del rubisco». Otros estudios revelan que las plantas que crecen bajo niveles aumentados de CO_2 asignan menos carbono a la producción de hojas y más a la producción de raíces. Además, las plantas que crecen bajo altos niveles de CO_2 parecen producir menos estomas en la superficie de las hojas. La menor área de la hoja

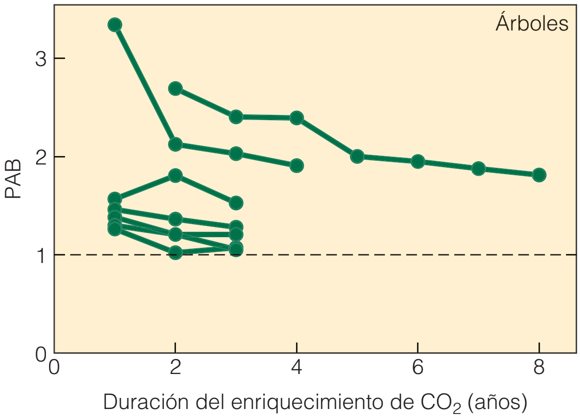


Figura 29.8 | Evolución de la proporción de aumento de la biomasa (PAB) debido a las altas concentraciones de CO_2. La PAB es la proporción del crecimiento de la biomasa a niveles elevados y ambientales de CO_2. Cada línea representa los resultados de un experimento con una especie de árbol diferente. (Adaptado de Poorter y Pérez-Soba 2002.)

Figura 29.9 | Experimento de CO_2 al aire libre (FACE por sus siglas en inglés) en el Bosque Duke en Carolina del Norte.

y menor densidad estomática reduce la pérdida de agua y también reduce las tasas de crecimiento.

Se desconoce si los resultados observados en las hojas o en plantas aisladas se traducen en cambios en la productividad neta primaria de los ecosistemas terrestres. La disponibilidad de agua o nutrientes en muchos ecosistemas puede limitar los aumentos potenciales en la productividad de las plantas bajo altas concentraciones de CO_2. Algunos experimentos desarrollados actualmente a gran escala tratan de examinar los efectos de los altos niveles de CO_2 sobre los ecosistemas completos. Al exponer áreas completas de bosques y praderas a altos niveles de CO_2, los científicos pueden examinar los distintos procesos que influye en la producción primaria, descomposición y circulación de nutrientes en los ecosistemas terrestres (Figura 29.9). Una comparación de estudios de campo en praderas y ecosistemas agrícolas revela un aumento promedio en la producción de biomasa del 14 por ciento bajo altos niveles de CO_2 (concentraciones dobles a las ambientales). Sin embargo, las estimaciones en lugares individuales oscilaron entre un aumento del 85 por ciento y un 20 por ciento. Estos resultados destacan la importancia de las interacciones entre los altos niveles de CO_2 y otros factores ambientales, en particular la temperatura, humedad y disponibilidad de nutrientes.

Los ecosistemas característicos de los ambientes de bajas temperaturas tienden a mostrar un aumento inicial en la productividad después de altos niveles de CO_2, seguidos por la regulación del rubisco. En un estudio dirigido por Walter Oechel y sus colegas se examinó la respuesta de la tundra ártica en Alaska a altos niveles de CO_2. Observaron un aumento inicial de la productividad, pero la productividad primaria volvió a los niveles originales después de 3 años de exposición continua a un ambiente con doble contenido de CO_2

Las respuestas más grandes y más persistentes a los altos niveles de CO_2 se han observado en ambientes estacionalmente secos, donde la productividad primaria aumenta durante años de lluvias inferiores a la media. En un estudio de un ecosistema de praderas de hierbas altas en Kansas, C.E. Owensby y sus colegas observaron un aumento significativo en la producción primaria neta aérea (PPNA) durante los años húmedos (lluvias superiores a la media) para parcelas experimentales expuestas a una concentración doble de CO_2 cuando se compararon con parcelas controles que recibieron CO_2 ambiental. Por el contrario, observaron un aumento del 40 por ciento de la PPN aérea durante años con lluvias medias y un 80 por ciento de aumento durante años con precipitaciones por debajo de la media. Aunque estos aumentos relativos de la PPN son grandes, ocurren en años de baja PPN, de manera que los cambios absolutos pueden ser bastante bajos.

El aumento de la productividad primaria por parte de altos niveles de CO_2 en ambientes secos surge especialmente de la pequeña reducción de la transpiración como resultado del cierre estomático parcial. Estas pequeñas reducciones han producido cambios medibles (aumentos) en la humedad del suelo en los ecosistemas de praderas, especialmente durante períodos de sequía prolongados. El aumento de la humedad del suelo extiende la estación de crecimiento y aumenta la actividad microbiana del suelo, la descomposición y la mineralización de nitrógeno (véase el Capítulo 21).

29.6 | Los gases de efecto invernadero están cambiando el clima global

Mientras las actividades humanas aumentan la concentración atmosférica de CO_2 lo hace también, ¿esto influirá en el clima global? Los científicos estiman que con las tasas ac-

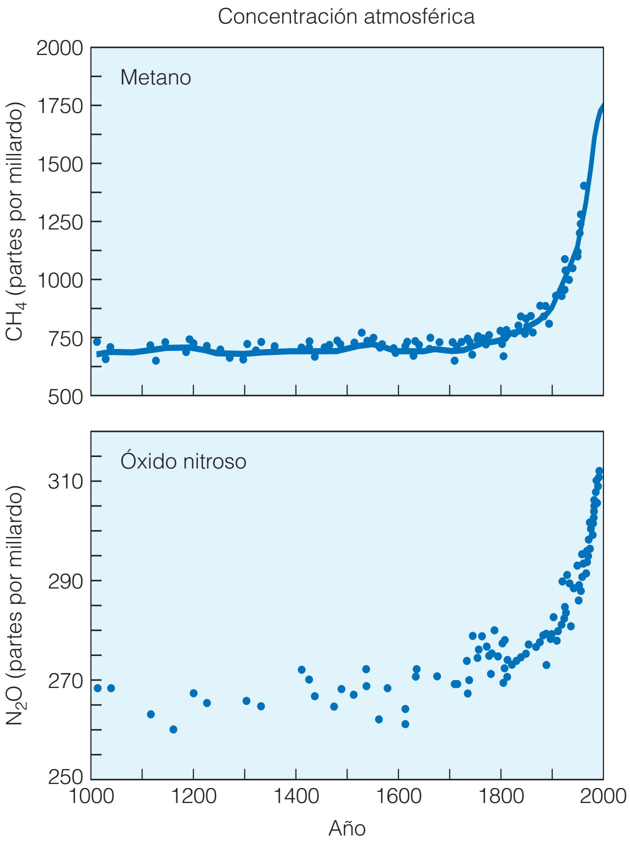


Figura 29.10 | Tendencias históricas en las emisiones de gas de efecto invernadero: metano (CH_4) y óxido nitroso (N_2O). (Adaptado de IPCC 2001.)

tuales de emisiones, el nivel preindustrial de 280 ppm de CO_2 en la atmósfera se duplicará hacia el año 2020. Además, el CO_2 no es el único gas de efecto invernadero que aumenta como resultado de la actividad humana (Figura 29.10). Otros que también lo hacen incluyen el metano (CH_4), los clorofluorocarbonos (CFC), los clorofluorocarbonos hidrogenados (CFCH), el óxido nitroso (N_2O), el ozono (O_3) y el dióxido de azufre (SO_2). Aunque con una concentración mucho más baja, algunos de estos gases son mucho más efectivos para atrapar el calor que el CO_2. Son componentes significativos del efecto invernadero total.

Aunque el papel de los gases de efecto invernadero en el calentamiento de la superficie de la Tierra es bien conocido, la influencia específica que ejercerá la duplicación de la concentración de CO_2 de la atmósfera sobre el sistema climático global es mucho más incierta (véase Cuantificando la ecología: Detección de tendencias). Los científicos atmosféricos han desarrollado complejos modelos por ordenador del sistema climático de la tierra, llamados **modelos de circulación general** y abreviados MCG, para ayudar a determinar cómo pueden influir las concentraciones crecientes de gases de efecto invernadero en los patrones del clima global a gran escala. Aunque todos usan las mismas descripciones físicas básicas de los procesos climáticos los MCG de diferentes institutos de investigación difieren en su resolución espacial y en la forma en que describen ciertas características de la superficie y atmósfera terrestre. Como resultado, los modelos difieren en sus predicciones (Figura 29.11).

A pesar de estas diferencias, ciertos patrones surgen de forma continua. Todos los modelos pronostican un aumento de la media de la temperatura global y también un aumento correspondiente en las precipitaciones globales. Observaciones publicadas en 2001 por la Comisión Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC) sugieren un aumento en la temperatura superficial media en un intervalo de 1,4 °C a 5,8 °C hacia el año 2100. Estos cambios

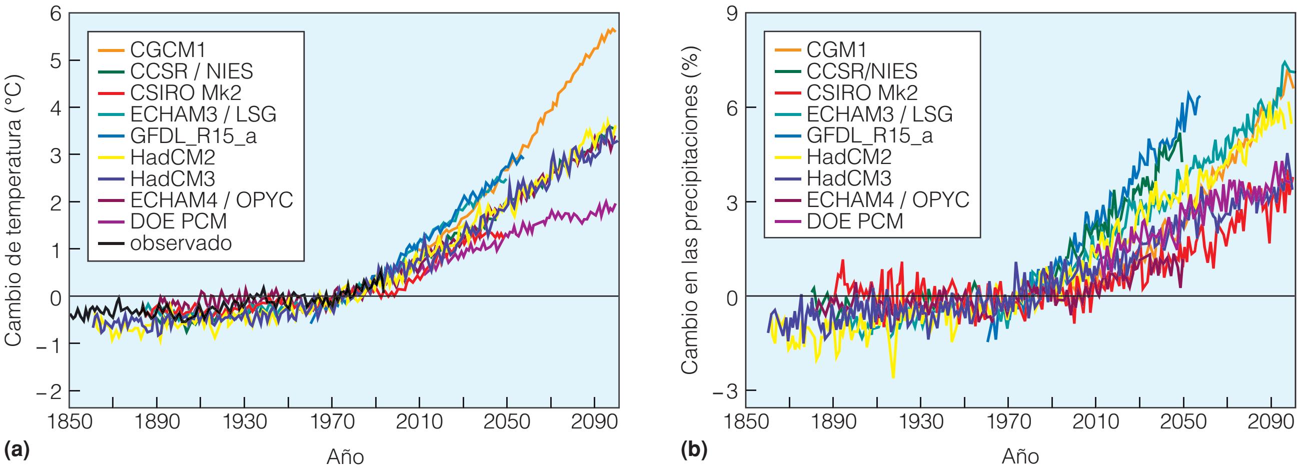
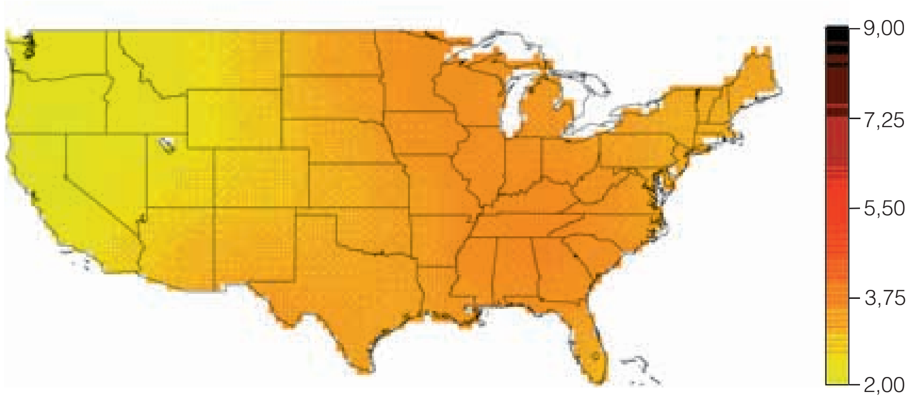
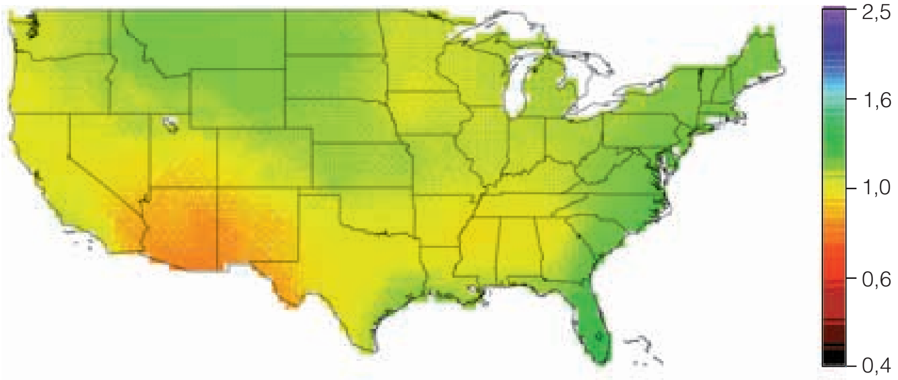


Figura 29.11 | Comparación de patrones pronosticados de **(a)** temperatura global promedio y **(b)** cambio en las precipitaciones entre varios modelos de circulación general. Los cambios son comparados con el valor promedio del período 1961-1990. (Adaptado de IPCC 2001.)



(a) Diferencia en el cambio de temperatura anual (GFDL)



(b) Proporción de cambio en las precipitaciones anuales (GFDL)

Figura 29.12 | Cambios en **(a)** la temperatura global y **(b)** en las precipitaciones para una duplicación de la concentración de CO_2 estimada mediante el modelo de circulación general desarrollado por la Administración Nacional para los Océanos y la Atmósfera (NOAA) Laboratorio de Dinámica Geofísica de Fluidos (GFDL). Los cambios en la temperatura se expresan como aumentos absolutos en °C. Los cambios en las precipitaciones se expresan como la proporción entre precipitaciones anuales actuales y pronosticadas. Un valor de 1,0 no implicaría cambios, un valor de 1,5 implicaría un 50 por ciento de aumento y un valor de 0,8 un 20 por ciento de disminución. (De VEMAP 1995). Vaya a GRAPHit! en **www.ecologyplace.com** para trazar la relación entre CO_2 atmosférico y cambio climático.

no se distribuirían de forma uniforme sobre la superficie de la Tierra. Se espera que el calentamiento sea mayor durante los meses de invierno y en latitudes septentrionales. La Figura 29.12 muestra la variación espacial de los cambios en la temperatura anual media y precipitaciones en los 48 estados contiguos de los Estados Unidos según predicciones de los MCG.

Aunque en el lenguaje coloquial el efecto invernadero es sinónimo de calentamiento global, los modelos predicen más que simplemente días más calientes. Una de las predicciones más notables es un aumento en la variabilidad del clima, lo cual incluye más tormentas y huracanes, mayores nevadas y aumento de la variabilidad de las lluvias, según la región.

Un dato reciente que ha influido sobre los patrones de predicción del cambio climático es la inclusión de los aerosoles naturales y antropogénicos en el cálculo del balance energético de la Tierra. Los aerosoles, o pequeñas partículas suspendidas en la atmósfera, absorben la radiación del Sol y la diseminan de nuevo al espacio. Al diseminar de nuevo la radiación solar al espacio, funcionan reduciendo la cantidad de radiación que alcanza la superficie de la Tierra. Los aerosoles provienen de una variedad de fuentes. En las regiones desérticas, se originan por los vientos que transportan polvo por el aire. En los océanos, los aerosoles provienen de la espuma del mar. También se producen con la quema de bosques y praderas (llamados quema de la biomasa). Ocasionalmente, grandes cantidades de partículas son inyectadas a la parte superior de la atmósfera a través de la erupción de volcanes, como el Monte Pinatubo que hizo erupción en 1991.

Una importante fuente de aerosoles resultado de las actividades humanas son los sulfatos y el hollín de la combustión de combustibles fósiles. Las partículas de sulfato tienen una importancia particular. Se forman a partir de dióxido de azufre, un gas producido en grandes cantidades por las centrales eléctricas que queman carbón (véase el Capítulo 22). Estas partículas permanecen en la atmósfera durante un período de tiempo muy breve (5 días de media), de manera que su distribución está concentrada en las regiones cercanas a su fuente (Figura 29.13a). En regiones del hemisferio Norte, su concentración es significativa y funciona para contrarrestar los efectos de los gases de efecto invernadero, reduciendo las estimaciones del calentamiento global (Figura 29.13b).

Los modelos del clima global sin duda tendrán otros cambios en sus patrones y en la rigurosidad de los cambios que predicen. Sin embargo, la física de los gases de efecto invernadero y las predicciones cualitativas uniformes de los MCG lleva a los científicos a considerar que el aumento de las concentraciones de CO_2 atmosférico tendrán un impacto

Cuantificando la ecología 29.1 | *Detección de tendencias*

Gran parte del debate relativo al cambio climático global se centra en analizar si el calentamiento observado en las últimas décadas refleja una tendencia o simplemente variaciones naturales dentro de un registro climático a largo plazo. El problema de determinar cuándo la variación en el tiempo constituye una tendencia es común en los estudios científicos, inclusive en los de ecología. Existen muchos métodos matemáticos y estadísticos que se han desarrollado para analizar las tendencias, aún así uno de los procedimientos más comunes para detectar tendencias es también uno de los más simples: el uso de técnicas de suavizado.

En series de cierto período de tiempo, la variación es tan fuerte que oscurece las tendencias o ciclos que pueden ser importantes para comprender el proceso que se está estudiando. El suavizado puede eliminar las variaciones a corto plazo y hacer que las tendencias a largo plazo de la serie se destaquen con mayor claridad. El tipo de suavizado más común es la técnica de la media móvil.

Los cálculos para una media móvil son simples y llanos. Podemos usar el ejemplo de buscar una tendencia en una serie de temperaturas. En la Figura 1a se representan las temperaturas medias anuales para una serie de 30 años. Se ha calculado la media global para el período de 30 años y está representada por la línea de guiones. En la inspección inicial no se evidencian tendencias. Efectivamente, las temperaturas en el año 1 y 30 de la serie son casi idénticas.

Ahora supongamos que en lugar de mirar a los valores anuales, calculamos la media de las temperaturas en un período de tiempo más largo, digamos 3 años. Para calcular una media móvil de 3 años para el año 2, añadimos las tres primeras observaciones de temperatura y dividimos la suma por tres (véase Cuantificando la ecología 1.1 para el desarrollo del tema de las mediciones de tendencia central).

Valores de temperatura para los años 1, 2 y 3

$$(T_1 + T_2 + T_3)/3$$

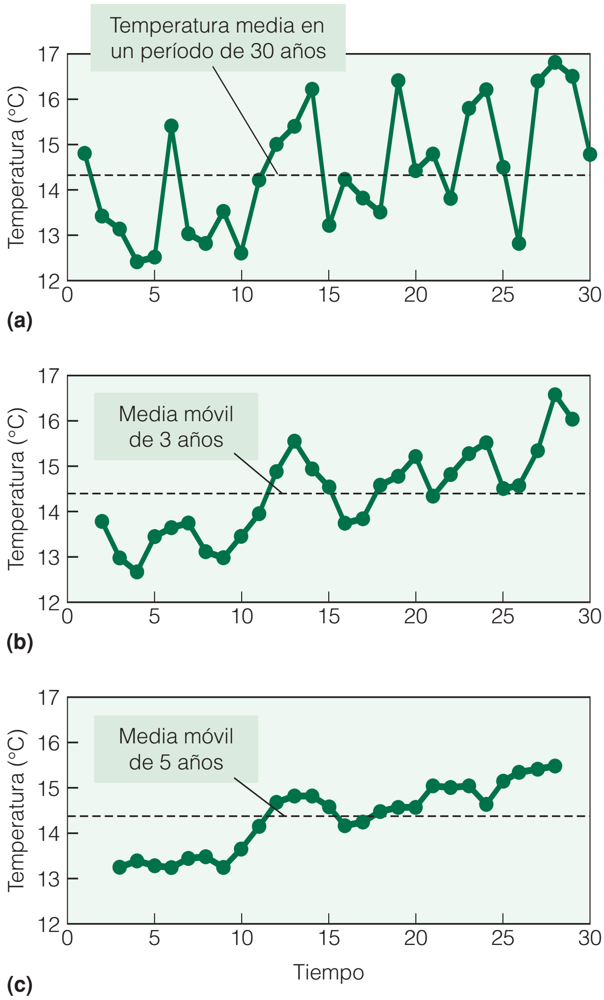


Figura 1 | Serie de tiempo de temperatura en un período de 30 años expresada como **(a)** valores anuales, **(b)** media móvil de tres años y **(c)** media móvil de 5 años.

significativo sobre el clima global (véase Cuestiones de ecología: ¿Quién encendió la calefacción?).

29.7 | Los cambios climáticos afectarán a los ecosistemas en muchos niveles

El clima influye casi en cada aspecto del ecosistema: la respuesta fisiológica y comportamental de los organismos (Capítulos 6-8); las tasas de nacimiento, mortalidad y crecimiento de las poblaciones (Capítulos 9-12); las habilidades competitivas relativas de las especies (Capítulo 13); la estructura de la comunidad (Capítulos 16-18); la productividad (Capítulo 20) y la circulación de nutrientes (Capítulo 21). Las investigaciones actuales sobre el calentamiento por el efecto invernadero se centran en la respuesta de los organismos a todos los niveles de organización: individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas. Los cambios en la temperatura y disponibilidad del

Para el año 3, repetimos el proceso adelantando 1 año.

$$\frac{(T_2 + T_3 + T_4)}{3}$$

Para cada año sucesivo, continuamos este proceso hasta que alcanzamos el final de la serie. Observe que la última media corresponderá a los años 28-30.

A diferencia de los valores anuales, ya podemos comenzar a ver una tendencia de temperatura en aumento con el tiempo (Figura 1b). Ahora podemos repetir el proceso aumentando la «ventana de tiempo» en la cual calcularemos la media móvil. Podemos calcular una media móvil de 5 años siguiendo el mismo procedimiento, sólo que esta vez suponemos los valores de temperatura para los primeros 5 años y dividimos por 5:

$$\frac{(T_1 + T_2 + T_3 + T_4 + T_5)}{5}$$

Ahora la tendencia es aún más evidente (Figura 1c). En la media móvil de 5 años se observa que la temperatura efectivamente aumenta en la serie de tiempo de 30 años. Si tuviéramos que continuar este proceso, aumentando el tamaño de la «ventana de tiempo», finalmente la tendencia desaparecería porque las medias móviles se acercarían a la media global para la serie de tiempo. Por esta razón, los investigadores normalmente enfocan el proceso de suavizado por pasos.

Una vez que se ha reconocido la tendencia, los investigadores tienen a su disposición una variedad de técnicas matemáticas para determinar si la tendencia es estadísticamente significativa. ●

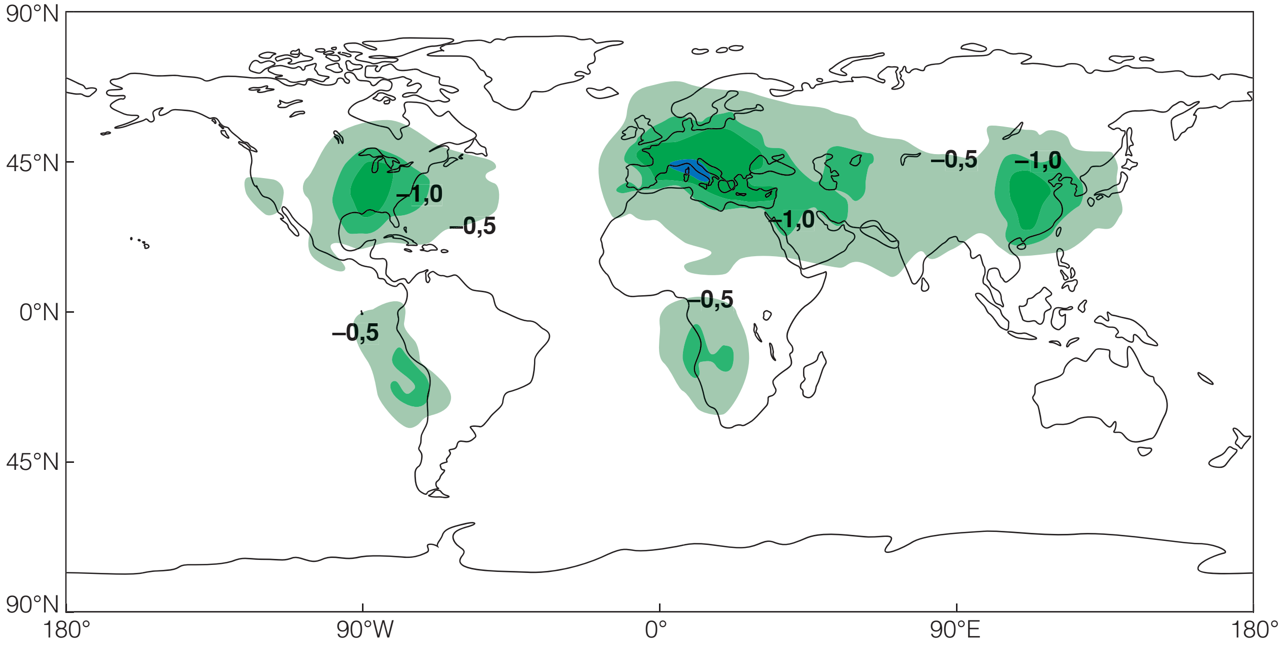
1. En la tabla a continuación se presenta una serie de tiempo de precipitaciones anuales en un período de 20 años. Utilice los valores para calcular la media móvil de 5 años para los años 5 $[(P_3 + P_4 + P_5 + P_6 + P_7)/5]$ a 10.

Año	Precipitaciones anuales medias (mm)
1950	1.630
1951	1.425
1952	1.705
1953	1.575
1954	1.365
1955	1.585
1956	1.290
1957	1.610
1958	1.385
1959	1.420
1960	1.550
1961	1.480
1962	1.320
1963	1.295
1964	1.480
1965	1.380
1966	1.440
1967	1.495
1968	1.430
1969	1.350

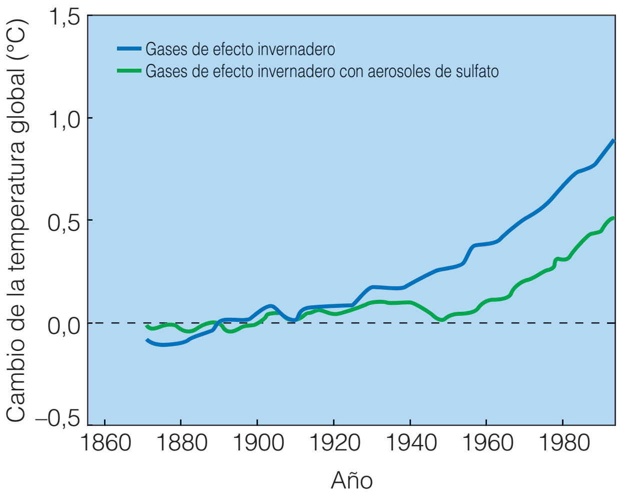
2. Un enfoque similar para detectar tendencias utiliza la mediana en lugar del promedio (media matemática) como una medición de la tendencia central (véase Cuantificando la ecología 2.1: Estadística descriptiva). Calcule la mediana móvil de 5 años para los años 5 a 10 utilizando los datos de la tabla anterior. ¿En qué difiere el patrón general del que se usa en la media móvil de 5 años?

agua tendrán un efecto directo sobre la distribución y abundancia de las especies individuales. Por ejemplo, la Figura 29.14 se traza la abundancia relativa de especies de árboles europeos ampliamente distribuidas en función de la temperatura y lluvias anuales medias. Estas respuestas ambientales diferentes determinan su distribución y abundancia en el paisaje europeo. La distribución y abundancia de estas especies importantes de árboles cambiará cuando cambien los patrones regionales de temperaturas y precipitaciones.

El impacto potencial del cambio climático regional sobre la distribución de especies vegetales puede observarse con mayor claridad en el trabajo de Anantha Prasad y Louis Iverson de la Estación de Investigación del Noreste, Servicio Forestal de EE.UU. Prasad e Iverson utilizaron datos del Inventario y Programa de Análisis del Servicio Forestal de EE.UU. para desarrollar modelos estadísticos para predecir la distribución de 80 especies de árboles diferentes que pueblan el Este de Estados Unidos. Las distribuciones de las especies



(a)



(b)

Figura 29.13 | **(a)** Estimaciones de la reducción de las radiaciones solares (vatios por metro cuadrado) como resultado de aerosoles de sulfato antropogénicos en la atmósfera. La reducción es mayor en regiones cercanas a la fuente de emisiones. **(b)** Los cambios pronosticados en la temperatura global media de las MCG de la Oficina Meteorológica del Reino Unido (UKMO), con o sin la inclusión de aerosoles de sulfato en la simulación. (Adaptado de Mitchell y col. 1995.)

de árboles individuales se predicen en función de las variables que describen el clima, los suelos y la topografía de cualquier localización. Este marco permite a los investigadores predecir cambios en la distribución de estas especies de árboles por los cambios de la temperatura y precipitaciones para la región a partir de una variedad de predicciones de los MCG bajo un doble nivel de CO_2. Las distribuciones pronosticadas para las tres especies principales de árboles del Este de Estados Unidos bajo el clima actual y con doble nivel de CO_2 usando el modelo de circulación general del Laboratorio de Dinámica de Fluidos Geofísico (GFDL del NOAA (véase Figura 29.12) se presentan en la Figura 29.15. Los cambios pronosticados en la temperatura y precipitaciones tendrán un impacto drástico sobre la distribución y abundancia de las especies de árboles que dominan los ecosistemas forestales del Este de Estados Unidos.

La distribución y abundancia de animales también está directamente relacionada con las características del clima. Por ejemplo, el límite Norte del territorio invernal del papamoscas fibí (*Sayornis phoebe*) está asociado con las temperaturas mínimas medias de enero de –4 ºC. El papamoscas fibí no se encuentra en áreas en las cuales las tem-

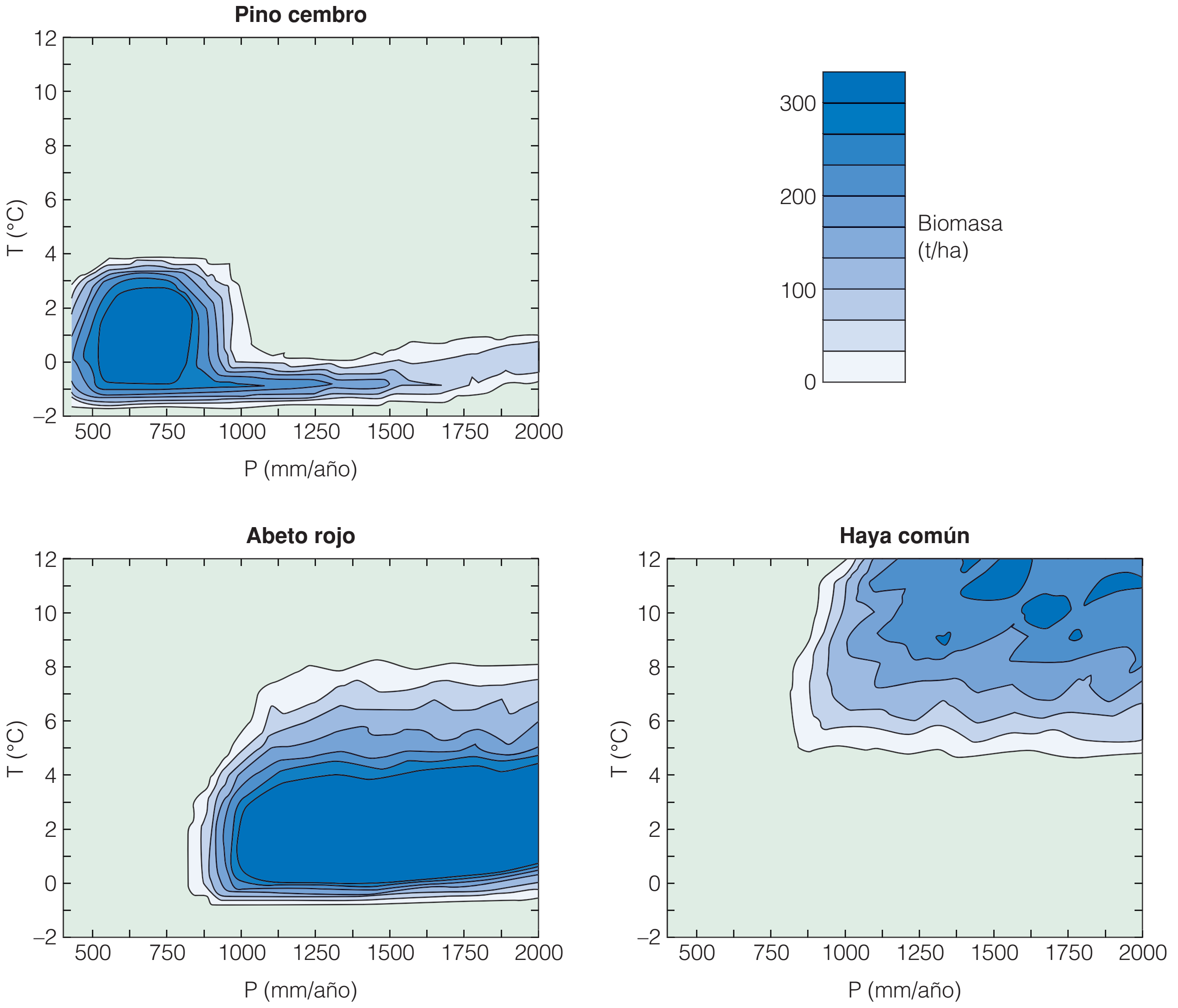


Figura 29.14 | Abundancia (biomasa t/ha) de tres especies de árboles comunes en Europa relacionadas con la temperatura anual media (T) y las precipitaciones (P). (Adaptado de Miko y col. 1996.)

peraturas caen por debajo de este valor. En la Figura 29.16 se trazan dos líneas o isotermas, que definen la región del Este de Norteamérica, donde se producen temperaturas mínimas medias en enero de –4 ºC. Las temperaturas mínimas caen por debajo de –4 ºC en áreas del Norte y del Oeste de las líneas, mientras que las temperaturas superiores a –4 ºC están al Sur y al Este. Las dos isotermas muestran la isoterma de temperatura mínima media actual de –4 ºC de enero y la isoterma de –4 ºC pronosticada por el modelo de circulación general del GFDL para una concentración atmosférica doble de CO_2. Se esperaría que un cambio en la isoterma produzca una expansión hacia el Norte del territorio invernal del papamoscas fibí.

Colectivamente, los cambios en las distribuciones de cada especie tendrán el efecto de cambiar los patrones regionales de la diversidad de especies. Prasad e Iverson emplearon el análisis de la distribución de especies de árboles en el Este de los Estados Unidos bajo condiciones de cambio climático (véase la Figura 29.15) para explorar las consecuencias sobre los patrones regionales de diversidad. Al combinar los cambios pronosticados en las distribuciones de las 80 especies de árboles, pudieron examinar los cambios resultantes en los patrones locales y regionales de la riqueza de estas especies (Figura 29.17). Bajo las condiciones de cambio climático pronosticadas por el modelo del GFDL, existe una marcada reducción en la riqueza de las especies de árboles en el Sudeste de los Estados Unidos.

Sin embargo, para la mayoría de los grupos taxonómicos no tenemos suficiente información sobre los factores ambientales que controlan la distribución de las especies

Cuestiones de ecología | *¿Quién encendió la calefacción?*

¿Está cambiando el clima de la Tierra? De acuerdo con IPCC (Comisión Intergubernamental sobre Cambio Climático), la respuesta es claramente «Sí». Esta conclusión es un resultado de un conjunto de observaciones que permiten a los científicos rastrear los cambios en el clima global durante el último siglo (Figura 1). Las mediciones directas generales de la temperatura de la superficie comenzaron aproximadamente a mediados del siglo XIX. Estas mediciones directas con instrumentales tales como los termómetros se llaman «registro instrumental». Las observaciones de las otras variables del «tiempo meteorológico» en la superficie, como las precipitaciones y los vientos, se han realizado durante 100 años aproximadamente.

Además de las mediciones hechas en la superficie de la tierra, también hay grandes registros de observaciones de las temperaturas de la superficie del mar hechos desde barcos a partir de mediados del siglo XIX. Desde finales de los años 70, una red de boyas provistas de instrumental ha complementado estas observaciones. Las mediciones de las capas superiores de la atmósfera se han hecho de forma sistemática solamente desde finales de los años 40, pero desde finales de los años 70, los satélites que observan la Tierra han suministrado un registro continuo de observaciones globales para una amplia variedad de variables climáticas.

¿Entonces qué revelan estos registros climáticos? La media de la temperatura global de la superficie aumentó unos 0,6 ºC (±0,2 ºC) desde finales del siglo XIX. Es muy probable que los años 90 fueran la década más calurosa y 1998 el año más caluroso en el registro instrumental desde 1861. Nuevos análisis de temperaturas máximas y mínimas diarias de la superficie de la tierra desde 1950 a 1993 muestran que el rango de la temperatura diurna está disminuyendo. De media, las temperaturas mínimas están aumentando a aproximadamente el doble de la tasa de las temperaturas máximas (0,2 ºC comparado con 0,1 ºC/década). En otras palabras, las temperaturas nocturnas (mínimas) han aumentado más que las temperaturas diurnas (máximas) durante este período.

Nuevos análisis también indican que la temperatura global del océano ha aumentado significativamente desde finales de los años 50. Más de la mitad del aumento de la temperatura se ha producido en los 300 m superiores del océano, equivaliéndolo a la tasa de aumento de la temperatura, en esta capa corresponde aproximadamente a 0,04 ºC/década.

Aunque el consenso entre los científicos parece ser que el clima ha cambiado significativamente durante el siglo pasado, se discute continuamente la respuesta a la pregunta más difícil: «¿Por qué está cambiando?» El debate se centra en dos puntos. El primero se relaciona con la naturaleza de los datos instrumentales que miden la tendencia de las temperaturas de la superficie de la tierra. La mayoría de las estaciones meteorológicas están ubicadas en áreas urbanas, que normalmente son más calientes que las áreas rurales circundantes (véase Cuestiones de ecología: Microclimas urbanos, en el Capítulo 3). Sin embargo, estudios recientes, han trabajado para eliminar ese sesgo potencial de los datos. Las observaciones actuales registradas por el IPCC sugieren con firmeza que la tendencia del calentamiento en el siglo pasado es independiente de los efectos de la urbanización.

El segundo punto de debate se relaciona con la dificultad de determinar una tendencia significativa a largo plazo de un registro instrumental que cubre menos de dos siglos. El clima varía a muchas escalas de tiempo y la Tierra ha atravesado períodos de calentamiento y enfriamiento en el pasado. Por ejemplo, el hemisferio Norte aún se está recuperando del último máximo glacial, hace unos 18.000-20.000 años (véase el Apartado 18.9), un período en el cual las temperaturas de la superficie eran mucho más frías.

individuales para permitir un análisis como el efectuado por Prasad e Iverson para los árboles del Este de Norteamérica. Para otros grupos de organismos, debemos depender de relaciones más generales entre características del ambiente y patrones globales de diversidad. Por ejemplo, en el Capítulo 26 examinamos el trabajo del ecólogo David Currie (Universidad de Ottawa) sobre la correlación de los patrones a gran escala de diversidad de especies a escala continental con características del ambiente físico (véase el Apartado 26.4). Currie observó que existe una variación conjunta en la riqueza de la mayoría de los grupos de animales terrestres, inclusive los vertebrados, de acuerdo a las características del ambiente físico relacionado con la energía y el balance hídrico de los organismos: temperatura, evapotranspiración e incidencia de la radiación solar. En un estudio reciente, Currie utilizó la relación entre el clima (específicamente, temperatura y precipitaciones medias de enero y julio) y riqueza de especies a escala regional para predecir cambios en la diversidad de aves y mamíferos para los estados contiguos de Estados Unidos bajo condiciones

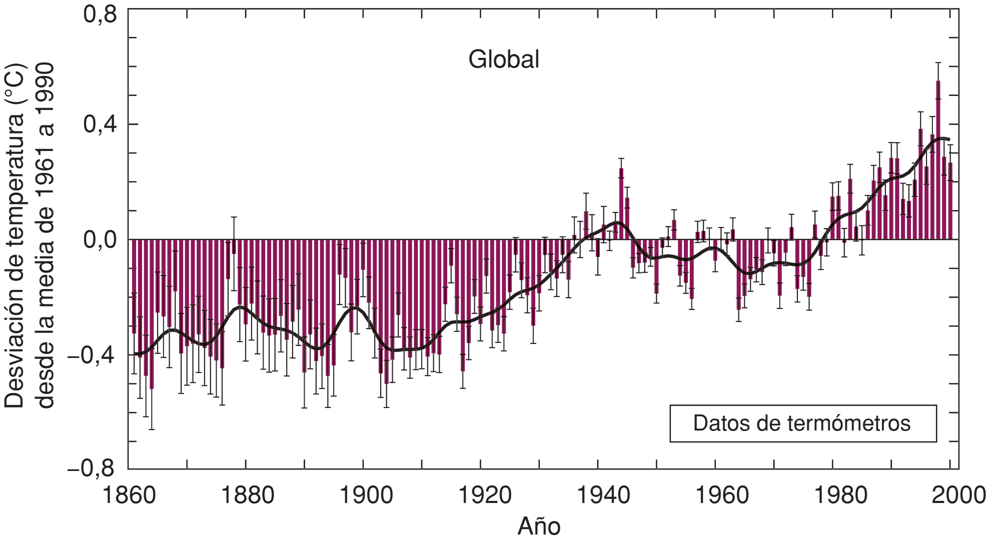


Figura 1 | Variaciones de temperaturas anuales combinadas del aire de la superficie de la tierra y de la superficie del mar (°C) desde 1861 a 2000. Las variaciones son la diferencia entre la temperatura anual de un año determinado y el promedio de temperatura anual del período 1961-1990. Se muestran los errores estándar en forma de barras para cada valor anual, y se presenta una estimación de incertidumbre. (Adaptado de IPCC 2001 Informe Técnico, Figura 2.)

Sin embargo, las reconstrucciones climáticas del pasado más reciente (desde hace 1.000 años hasta el presente), sugieren que la tendencia al calentamiento observada en el siglo pasado es compatible con la esperada por las concentraciones atmosféricas en aumento de los gases de efecto invernadero. El debate sin dudas continuará durante los próximos años; la pregunta real es, «¿Continuará el calentamiento?». ●

1. Vaya a la página web del Programa de Investigación sobre el Cambio Global de EE.UU. (Evaluación Nacional del Cambio Climático) (http://www.usgcrp.gov/usgcrp/nacc/background/regions.htm). El informe trata sobre el cambio climático pronosticado para las diversas regiones de los Estados Unidos. ¿Qué cambios climáticos se ha pronosticado que ocurrirán en su región como resultado del cambio climático global?
2. ¿Cómo podrían impactar estos cambios en los ecosistemas naturales que se encuentran en su área (bosque, pradera, marismas costeras, etc.)?

de cambio climático (Figura 29.18). Su análisis predice un cambio hacia el Norte en las regiones de mayor diversidad, con una reducción en la riqueza de especies en las áreas del Sur de Estados Unidos mientras aumenta en Nueva Inglaterra, Noroeste del Pacífico y en las montañas Rocosas y Sierra Nevada.

Estos análisis regionales de los cambios en la diversidad de las especies en respuesta al clima, reflejan correlaciones entre distribuciones de especies y características del ambiente físico. Sin embargo, sabemos que la distribución y abundancia de especies también está en función de las interacciones de las especies dentro de la comunidad (competencia, mutualismo, depredador-presa). Los cambios en las tasas de crecimiento y reproducción de las especies en respuesta al cambio climático pueden influir en la naturaleza de las interacciones de estas especies, alterando los patrones de zonación y sucesión (véanse los Capítulos 16-18). Dada la dificultad de cambiar experimentalmente las condiciones climáticas en el campo, unos pocos estudios han examinado estos efectos (véase Perfil de investigadores: Erika Zavaleta).

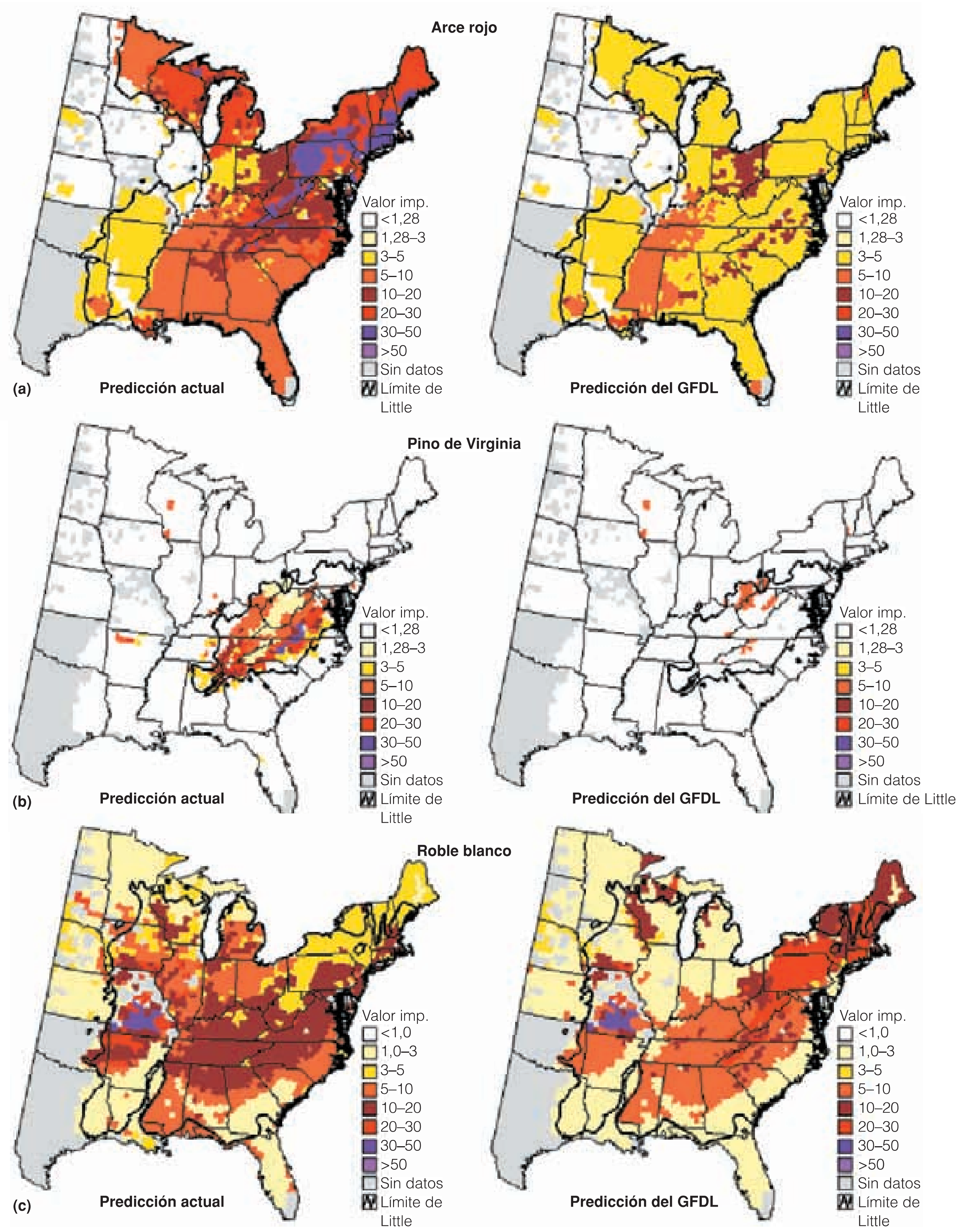

Arce rojo
Valor imp.
<1,28
1,28–3
3–5
5–10
10–20
20–30
30–50
>50
Sin datos
Límite de Little
(a)
Predicción actual
Predicción del GFDL
Pino de Virginia
(b)
Predicción actual
Predicción del GFDL
Roble blanco
<1,0
1,0–3
(c)
Predicción actual
Predicción del GFDL

Figura 29.15 | El modelo de circulación general del GFDL pronostica las distribuciones de **(a)** arce rojo, **(b)** pino de Virginia y **(c)** roble blanco bajo el clima actual y el clima de CO_2 duplicado. La abundancia de especies expresada en términos de valor de importancia (suma de densidad relativa, área basal y frecuencia). El límite de Little se refiere a la distribución observada de las especies según el informe de Little (1977). Véase el texto para descripción del modelo usado para predecir las distribuciones de especies por los factores climáticos y del lugar. (Adaptado de Iverson y col. 1999.)

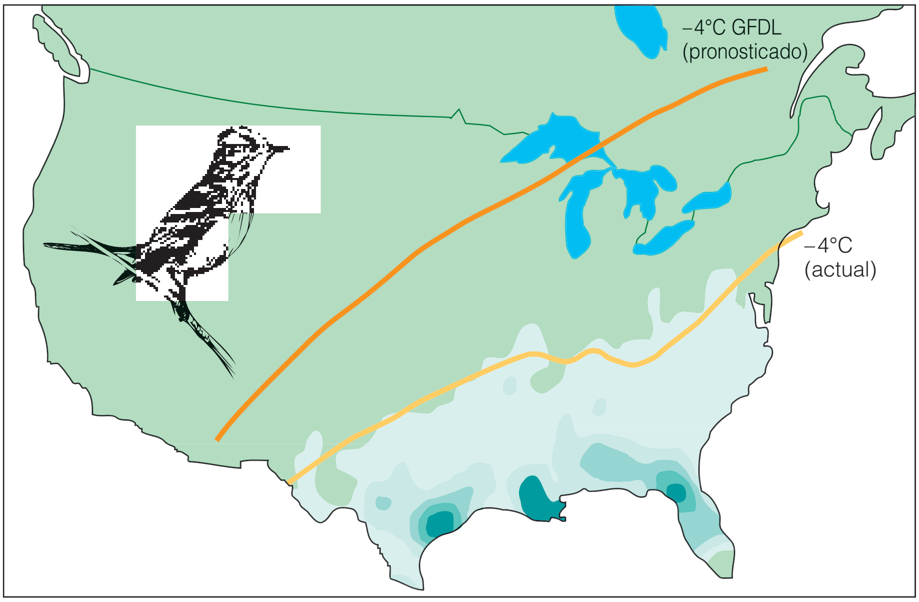


Figura 29.16 | Mapa que muestra la distribución existente del papamoscas fibí a lo largo de la isoterma de temperatura mínima media actual de −4 ºC del mes de enero, así como la isoterma pronosticada bajo un clima cambiado. La isoterma pronosticada se basa en los cambios en la temperatura debidos a la duplicación de la concentración atmosférica de CO_2 según la predicción del modelo de circulación general del Laboratorio de Dinámica Geofísica de Fluidos (presentada en la Figura 29.11a). (Adaptado de Root 1988.)

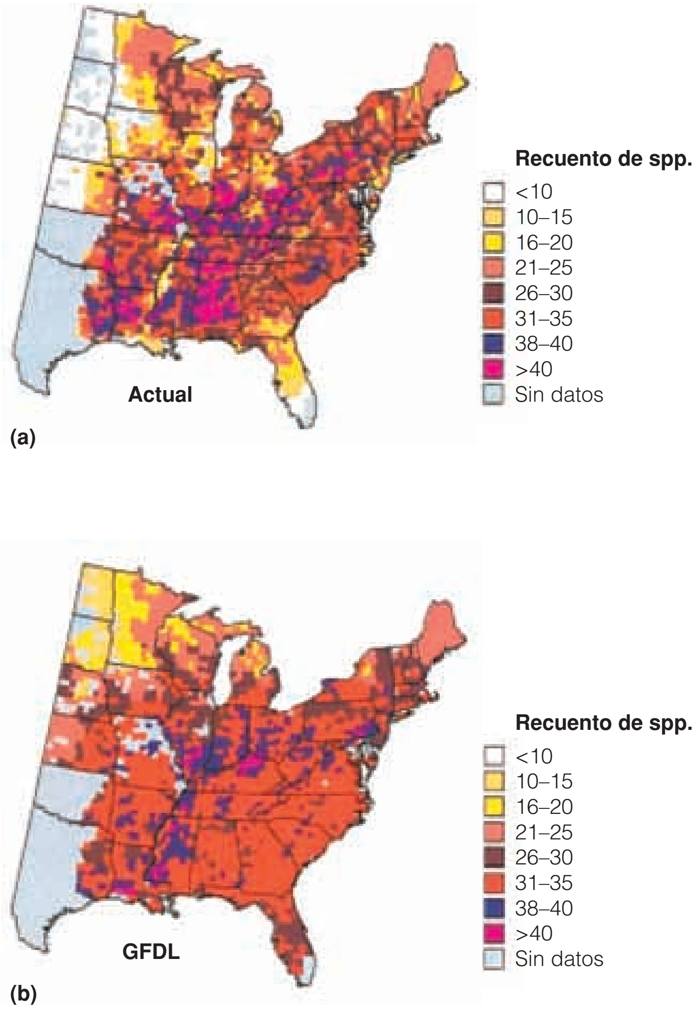


Figura 29.17 | **(a)** Riqueza de especies de árboles actuales según la determinación de datos de inventario forestal y **(b)** riqueza potencial futura bajo los patrones climáticos pronosticados por el modelo climático del GFDL bajo condiciones de concentración de doble CO_2 atmosférico. (Adaptado de Iverson y Prasud 2001.)

Uno de los mencionados experimentos se llevó a cabo en una comunidad de las praderas en las montañas Rocosas de Colorado. Los científicos utilizaron calentadores eléctricos suspendidos a 2,6 m sobre cinco terrenos experimentales y así pudieron aumentar la temperatura del suelo e influir sobre su nivel de humedad y sobre el tiempo que tardaba en derretirse la nieve. En los terrenos calentados, la densidad de los arbustos aumentó a expensas de las especies de gramíneas y herbáceas con flores. Los resultados sugieren que el calentamiento incrementado esperado bajo una atmósfera con una doble concentración de CO_2 cambiaría la vegetación dominante en el extenso hábitat de la pradera montañosa. Los arbustos competirían mejor en el ambiente alterado. Tales cambios tienen un importante impacto no solamente sobre las comunidades vegetales sino también sobre las especies animales asociadas.

En un enfoque similar, a finales de los 90 se estableció el Experimento Internacional sobre la Tundra (ITEX) como grupo coordinado de experimentos de campo con el objetivo de comprender el impacto potencial del calentamiento a altas latitudes de los ecosistemas de la tundra. Investigadores de 13 países están aplicando una serie de técnicas de campo estándar que incluyen el calentamien-

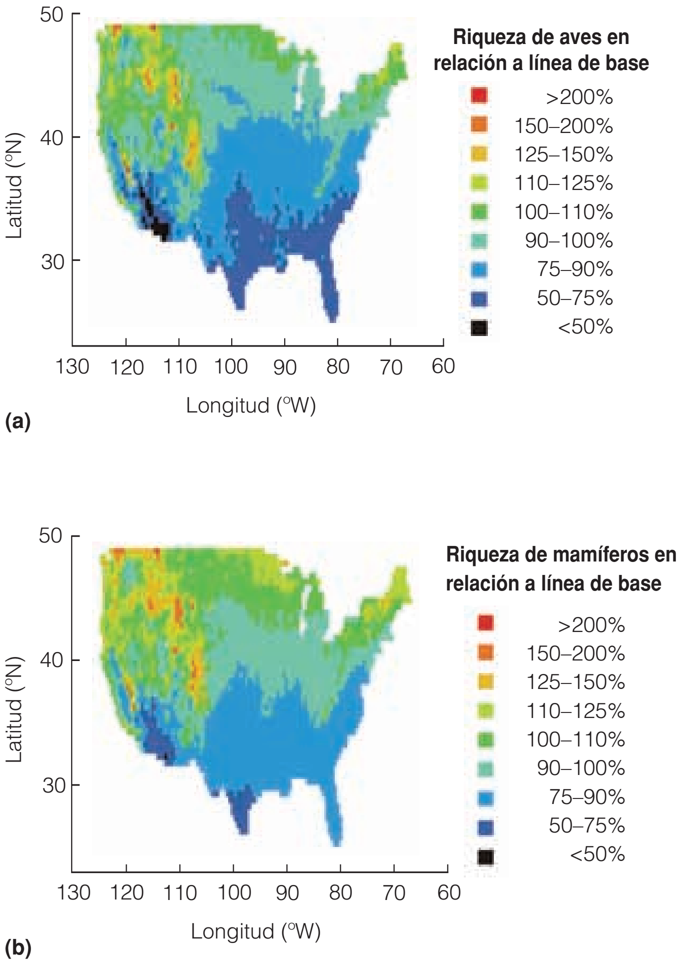


Figura 29.18 | Los cambios en la riqueza de especies de **(a)** aves y **(b)** mamíferos, relativa a la riqueza actual de las especies como resultado de los cambios climáticos asociados con la duplicación del CO_2 atmosférico. La riqueza se proyectó usando cinco MCG. (Adaptado de Currie 2001.)

to pasivo de la tundra mediante la utilización de cámaras con la parte superior abierta y manipulando la profundidad de la nieve para alterar la duración de la estación de crecimiento. En los estudios se están examinando las respuestas a nivel de especies, comunidades y ecosistemas al calentamiento de la región ártica.

Los cambios en el clima también afectan a la vegetación en forma indirecta, a través de la descomposición y la circulación de nutrientes. En los ecosistemas terrestres, estos procesos dependen de la temperatura y humedad disponible (véase el Apartado 21.4). La descomposición se desarrolla más rápido bajo condiciones de más calor y humedad. Un experimento en marcha en el Bosque de Harvard en Massachussets está examinando el efecto de elevadas temperaturas del suelo sobre tasas de descomposición y circulación de nutrientes en un ecosistema forestal. Con cables calientes enterrados se aumenta la temperatura del suelo unos 5 °C. Los resultados iniciales muestran un 60 por ciento de aumento de las tasas de respiración del suelo (emisiones de CO_2), un resultado directo del aumento de la respiración microbiana y de las raíces. Los resultados son coherentes con patrones de respiración del suelo observados en otros bosques en regiones más calientes del mundo. Indican que el calentamiento de efecto invernadero aumentará las tasas de descomposición y respiración microbiana, provocando un significativo aumento de las emisiones de CO_2 de los suelos hacia la atmósfera.

29.8 | El cambio climático modificará la distribución global de los ecosistemas

Los ecólogos han aprendido mucho sobre las respuestas de los ecosistemas terrestres a las condiciones climáticas cambiantes por el estudio del cambio climático pasado. Las muestras de polen de testigos de sedimentos tomados de los lechos de lagos han permitido a los paleobotánicos reconstruir la vegetación que existió en muchas regiones durante los últimos 20.000 años. El trabajo de Margaret Davis en la reconstrucción de la distribución de especies de árboles al Este de Norteamérica desde el último máximo glacial (véanse el Apartado 18.9) es un buen ejemplo. Algunos géneros de árboles migraron hacia el Norte a diferentes tasas después de la retirada de los glaciales. Las tasas de migración dependen de cómo la capacidad fisiológica y de dispersión de una especie y sus interacciones competitivas con otras especies de árboles le permitieron responder a los cambios del clima. Estos estudios muestran que las comunidades forestales existentes en el este de Norteamérica son un resultado reciente de diferentes respuestas de especies de árboles al clima cambiante. Debido a que el clima de la Tierra ha cambiado en el pasado, la distribución y abundancia de organismos y las comunidades y ecosistemas que la componen han cambiado (véase la Figura 18.19).

Es prácticamente imposible desarrollar experimentos en el campo para examinar la respuesta a largo plazo de los ecosistemas terrestres ante un futuro cambio climático. Esta limitación significa que los científicos deben basar las predicciones en modelos por ordenador. Quizás los más simples pero más reveladores sean los modelos biogeográficos que relacionan la distribución de los ecosistemas con el clima. Desde los días de los primeros naturalistas, los ecólogos de la vegetación han reconocido la relación entre clima y distribución de plantas (véase la introducción a la Octava parte). Por ejemplo, las selvas tropicales se encuentran en las regiones tropicales húmedas de América Central, Sudamérica, África, Asia y Australia. De acuerdo al modelo biogeográfico desarrollado por L.R. Holdridge, en estas regiones la distribución de selvas tropicales está limitada a áreas donde las temperaturas anuales medias son de 24 °C o más, y las precipitaciones anuales son superiores a los 2.000 mm. Las regio-

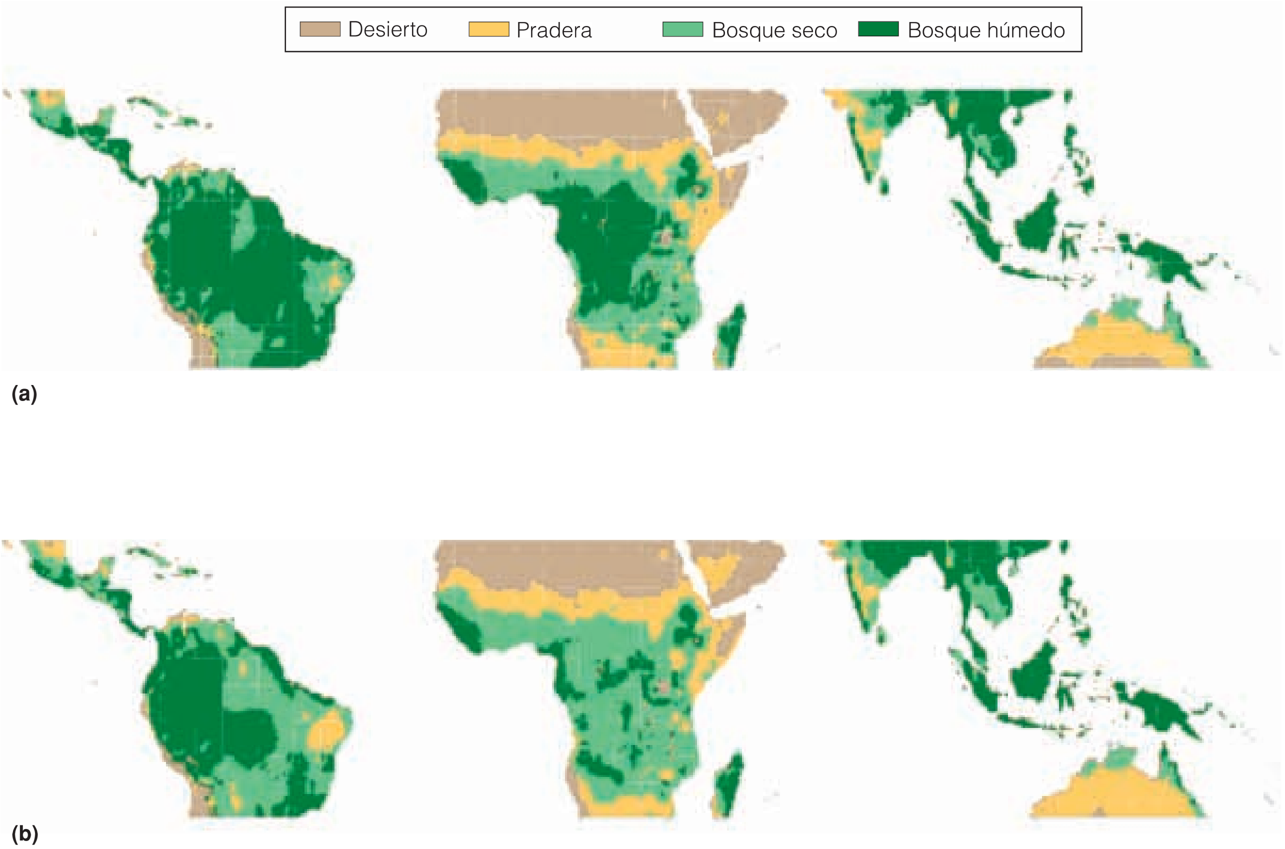


Figura 29.19 | Mapas de las áreas de la zona tropical que posiblemente podría albergar a los ecosistemas de la selva según el pronóstico del modelo biogeográfico de Holdridge de distribución de ecosistemas. El mapa **(a)** es el área de selva tropical bajo las condiciones climáticas actuales y **(b)** es el área pronosticada bajo condiciones de cambio climático pronosticadas por el modelo de circulación general de la Oficina Meteorológica del Reino Unido para una concentración de CO_2 atmosférico duplicada. (Adaptado de Smith y col. 1992.)

nes de los trópicos que cumplen con estas restricciones climáticas de ven en el mapa de la Figura 29.19a. Bajo los cambios en los patrones de temperaturas y lluvias pronosticados por los MCG de la Oficina Meteorológica del Reino Unido (UKMO) para una concentración doble de CO_2 atmosférico, esta distribución cambia drásticamente (Figura 29.19b). La región que puede soportar la selva tropical húmeda bajo este escenario se reduce en un 25 por ciento. Esta reducción es un resultado directo de la aridez debida a las mayores temperaturas. En algunas áreas, la aridez es resultado de un aumento de las temperaturas acompañado por una reducción de las precipitaciones. En otras áreas, las precipitaciones aumentan, pero este aumento no es suficiente para satisfacer la creciente demanda de agua (evaporación y transpiración) como resultado del aumento de las temperaturas. Junto con las demandas de agricultura y recursos forestales (véase el Capítulo 27), este escenario devastaría los ecosistemas de la selva tropical y la diversidad de la vida que sustentan. Aunque las selvas tropicales cubren solamente el 7 por ciento del área total de las tierras emergidas, son hogar de más del 50 por ciento de todas las especies de plantas y animales terrestres. Actualmente, la deforestación de los trópicos es la causa principal de extinción de especies, con tasas de extinción anuales que se extienden a miles de especies (véase el Capítulo 28). La pérdida de la selva tropical pronosticada por el modelo climático de UKMO daría como resultado una extinción mucho mayor.

Los cambios en los patrones globales de temperatura también afectarían la distribución de los ecosistemas acuáticos (véase el Capítulo 24). Por ejemplo, la distribución global de arrecifes de coral se limita a las aguas tropicales en las cuales las temperaturas medias de la superficie están sobre los 20 °C. El desarrollo del arrecife no es posible donde la temperatura mínima media es inferior a 18 °C. El desarrollo óptimo de los arrecifes ocurre en aguas en las cuales las temperaturas anuales medias son de 23 °C a 25 °C y algunos corales pueden tolerar temperaturas de hasta 36 °C a 40 °C. El calentamiento de los océanos del mundo alteraría el rango potencial de aguas en las cuales el desarrollo de arrecifes es posible, permitiendo la formación de arrecifes más arriba en la costa Este de Norteamérica.

Los ecólogos están lejos de ofrecer un análisis completo de los impactos potenciales de un cambio climático global. Sin embargo, existen pocas dudas de que los cambios en los patrones de temperaturas y precipitaciones de la magnitud pronosticada por los modelos climáticos tendrán una influencia significativa sobre la distribución y funcionamiento de los ecosistemas terrestres y acuáticos.

29.9 | El calentamiento global podría elevar el nivel del mar y afectar a los ambientes costeros

Durante el último máximo glacial hace unos 18.000 años, el nivel del mar era 100 m más bajo que actualmente. Las aguas costeras someras altamente productivas, como la plataforma continental del Este de Norteamérica, estaban sobre el nivel del mar y estaban cubiertas por ecosistemas terrestres (véase la Figura 18.18). Cuando el clima se calentó y los glaciares se derritieron, el nivel del mar subió. Durante el siglo pasado, el nivel del mar se ha elevado a una velocidad de 1,8 mm por año (Figura 29.20). Este es el resultado del patrón general de calentamiento global durante este período y de la expansión térmica asociada de las aguas oceánicas y del derretimiento de los glaciares. El informe de 2001 del IPCC estima que el nivel medio del mar a nivel mundial aumentará entre 0,09 y 0,88 m entre los años 1990 y 2100 pero con considerable variación regional. Un aumento de esta magnitud tendrá efectos severos sobre los ambientes costeros desde las perspectivas de los ecosistemas naturales y de las poblaciones humanas.

Una gran parte de la población humana vive en áreas costeras; efectivamente, 13 de las 20 ciudades más grandes del mundo están localizadas en las costas. Áreas particularmente vulnerables son las regiones de deltas, países bajos como Holanda, Surinam y Nigeria y las islas bajas más pequeñas del Pacífico y otros océanos. Bangladesh, un país asiático de aproximadamente 120 millones de habitantes, está localizado en la región del delta de los ríos Ganges, Brahmaputra y Meghna (Figura 29.21). Aproximadamente el 25 por ciento de la población del país vive en áreas a menos de 3 m sobre el nivel del mar, y en áreas de menos de 1 m sobre el nivel del mar se encuentra alrededor del 7 por ciento de las tierras del país habitables en las que residen 6 millones de personas. Las estimaciones de aumento del nivel del mar en esta región debidas a una combinación de hundimiento de la tierra (un resultado de colapso de la tierra en respuesta a la extracción del agua subterránea) y

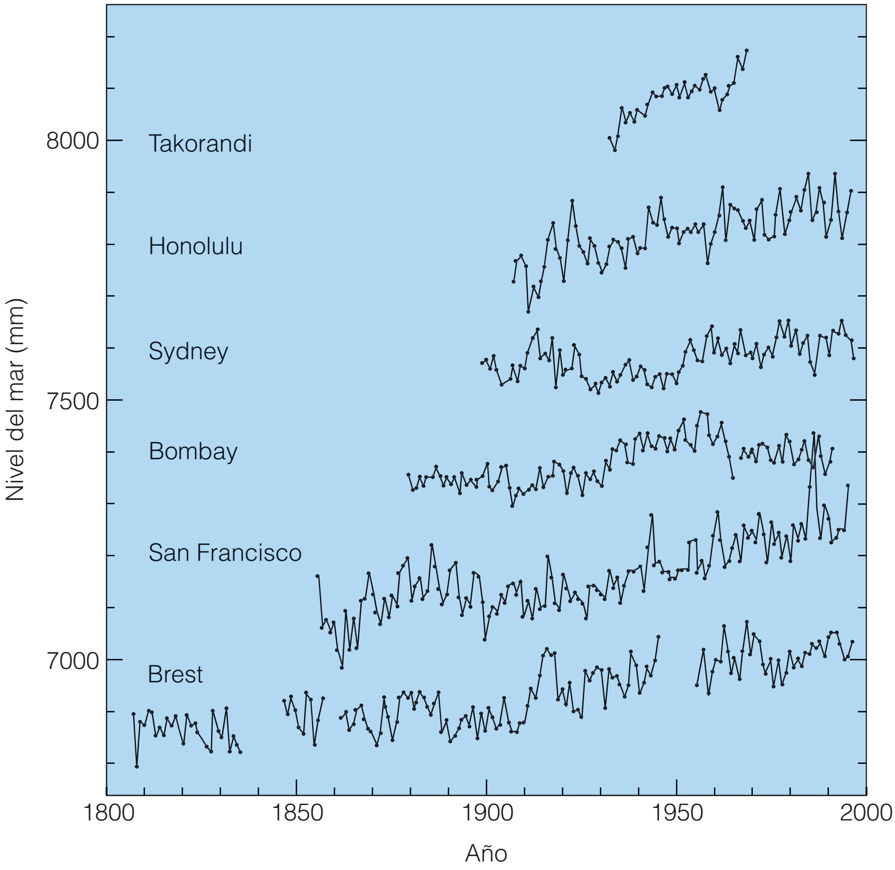


Figura 29.20 | Registros del nivel del mar a largo plazo en seis regiones costeras del mundo: Takorandi (África, Honolulu (Hawai), Sydney (Australia), Bombay (Asia, San Francisco (Norteamérica) y Brest (Europa). (Adaptado de Houghton y col. 1996.)

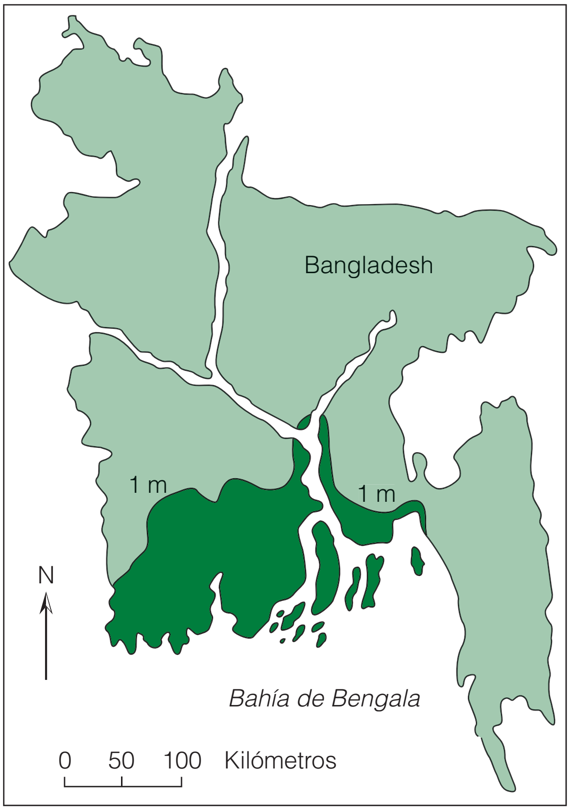


Figura 29.21 | Área de tierra en Bangladesh que quedaría sumergida (parte verde oscura del mapa) si el nivel del mar aumentara 1 m. (Adaptado de Nicholls y Leatherman 1995.)

calentamiento global son de 1 m para el año 2050 y 2 m para el año 2100. Aunque hay gran incertidumbre en estas estimaciones, el efecto sobre Bangladesh sería devastador.

Otras regiones costeras del Sudeste asiático y África serían igualmente afectadas por el aumento pronosticado del nivel del mar. En Egipto, aproximadamente el 12 por ciento de la tierra arable, con una población de más de 7 millones, sería afectado por un aumento del nivel del mar de 1 m. En las áreas costeras del Este de China, un aumento del nivel del mar de solamente medio metro inundaría un área de aproximadamente 40.000 km^2 donde viven actualmente más de 30 millones de personas.

Particularmente vulnerable al aumento del nivel del mar son las islas pequeñas. Más de medio millón de personas viven en los archipiélagos de pequeñas islas y atolones de coral. Dos ejemplos son las islas Maldivas en el Océano Índico y las islas Marshall en el Pacífico. Estas cadenas de islas yacen casi totalmente por debajo de los 3 m sobre el nivel del mar. Un aumento de medio metro o más del nivel del mar no sólo reduciría drásticamente su área de tierras emergidas sino que también tendría un impacto devastador sobre el suministro de agua subterránea (agua dulce).

Un aumento del nivel del mar también tendría efectos importantes sobre los ecosistemas costeros. Entre estos está la inundación directa de los humedales bajos y áreas áridas, erosión de líneas de costas a través de la pérdida de sedimentos, aumento de la salinidad de estuarios y acuíferos, elevación de las líneas de agua costera y aumento de las inundaciones y grandes tempestades. Los ecosistemas de estuarios y manglares (véase el Capítulo 25) serían altamente susceptibles al aumento del nivel del mar de la magnitud pronosticada. Las marismas costeras dependen de la inundación de la marea dos veces por día de una mezcla de agua salada con el agua dulce proporcionada por arroyos y ríos. Los patrones de profundidad del agua, temperatura, salinidad y turbidez son críticos para mantener estos ecosistemas. La invasión del agua salada más adentro del estuario como resultado del aumento del nivel del mar sería desastrosa y también podría causar la salinización de las tierras adyacentes a las orillas del estuario. Los ambientes de estuarios y manglares son críticos para la pesca costera. Más de dos tercios de los peces pescados para el consumo humano y además muchas aves y animales, dependen de los pantanos y manglares costeros como parte de sus ciclos de vida.

29.10 | El cambio climático afectará a la producción agrícola

A pesar de los avances tecnológicos en la mejora de la variedad de cultivos y métodos de irrigación, el clima y el tiempo meteorológico siguen siendo factores clave en la determinación de la producción agrícola. Los cambios en los patrones del clima global exacerbarán un ya creciente problema de alimentación de la población mundial, que se pronostica se duplicará en tamaño hacia la próxima mitad del siglo.

Los principales cultivos de cereales que alimentan a la gente (trigo, maíz y arroz) son especies domesticadas. Como las especies nativas, estos cultivos muestran tolerancias ambientales a la temperatura y humedad que controlan la supervivencia, el crecimiento y la reproducción. Los cambios en las condiciones climáticas regionales influirán directamente en la adecuación y productividad y por lo tanto en los patrones actuales de producción agrícola. Sin embargo, estos cambios serán complejos, con factores económicos y sociales que interactúan para influir en los patrones de producción global y distribución de alimentos.

Al examinar los efectos potenciales del calentamiento por efecto invernadero sobre la producción agrícola, deben tenerse en cuenta la creciente concentración de CO_2 y los cambios climáticos. Los resultados de numerosos estudios sugieren que la mayoría de las especies (y variedades) de cultivos se beneficiarán con el aumento de la concentración de CO_2 (véase la Figura 29.7). Por ejemplo, en un experimento en Arizona, se cultivaron algodón y trigo en condi-

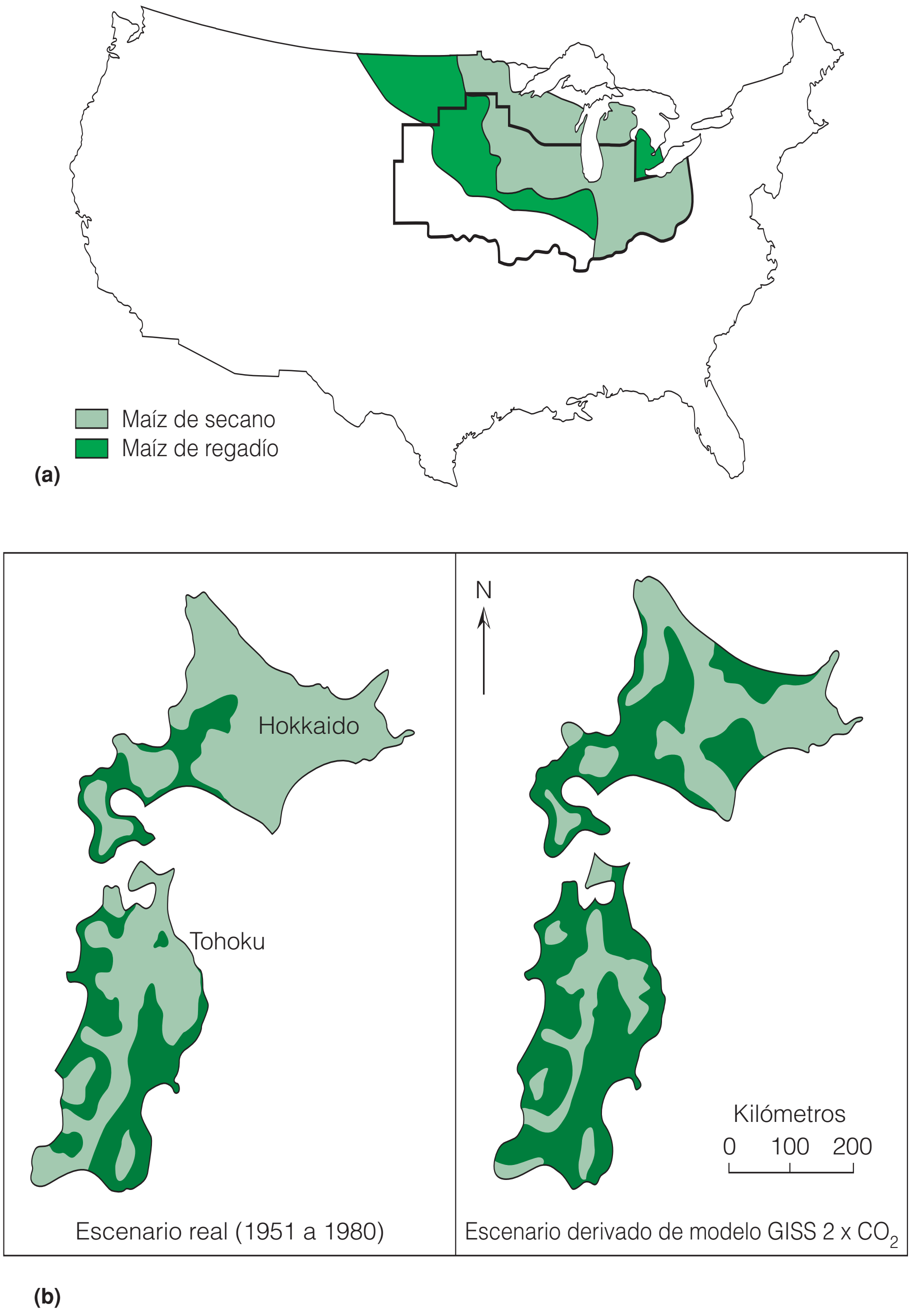

Maíz de secano
Maíz de regadío
(a)
N
Hokkaido
Tohoku
Kilómetros
0 100 200
Escenario real (1951 a 1980)
Escenario derivado de modelo GISS 2 x CO_2
(b)

Figura 29.22 | Cambios regionales en áreas adecuadas para la producción de cultivos bajo un clima cambiado según las predicciones de los MCG del Instituto Goddard de Estudios Espaciales: **(a)** cambio en la región adecuada para producción de maíz en Estados Unidos (Adaptado de Blasing y Solomon 1983); **(b)** cambio en áreas adecuadas para producción de arroz en el Norte de Japón. Las áreas en verde oscuro son adecuadas para la producción de arroz. (Adaptado de Yoshino et al. 1988.)

ciones de campo bajo un alto nivel de CO_2 e irrigación. La producción de algodón aumentó un 60 por ciento y la de trigo más del 10 por ciento en comparación con cultivos crecidos bajo idénticas condiciones de campo y concentraciones de CO_2 ambiental.

Una de las formas más sencillas de evaluar las implicaciones potenciales de un cambio climático sobre la agricultura es examinar las variaciones en el territorio geográfico de ciertas especies de cultivos mientras se relacionan directamente con el clima. Por ejemplo, un aumento promedio de la temperatura diaria de 1 °C durante la estación de crecimiento cambiaría significativamente la «franja del maíz» (región de mayor producción de maíz) de los Estados Unidos hacia el Norte (Figura 29.22a). Un análisis similar del cambio en las regiones adecuadas para la producción de arroz irrigado en el Norte de Japón se presenta en la Figura 29.22b. En ambos ejemplos, los cambios en las zonas agrícolas implican cambios significativos en los patrones regionales de uso de la tierra, con costos económicos y sociales asociados. Aunque los análisis de este tipo pueden proveer una comprensión de los patrones cambiantes de la producción agrícola regional, para evaluar el efecto real sobre la producción y mercados globales de alimentos se requiere un enfoque interdisciplinar más detallado.

La Unidad de Cambio Ambiental de la Universidad de Oxford llevó a cabo un estudio en colaboración con científicos agrícolas de 18 países para examinar los impactos regional y global del cambio climático sobre la producción agrícola mundial. Se elaboraron varias hipótesis sobre la capacidad de los granjeros de adaptarse a las condiciones ambientales cambiantes a través de los cambios en las especies o variedades de cultivos o cambios en las prácticas agrícolas como el regadío. El análisis también supone una continuación de las tasas de crecimiento económico actuales, ciertos cambios en las restricciones comerciales actuales y estimaciones proyectadas de crecimiento poblacional.

Uno de los principales hallazgos es que los efectos negativos del cambio climático son en cierto modo compensados por el aumento de la productividad como resultado de altas concentraciones atmosféricas de CO_2. Los modelos de circulación general predicen que el efecto neto de un cambio climático, incluso la duplicación de las concentraciones atmosféricas de CO_2, es la reducción de la producción global de cultivos de cereales en hasta un 5 por ciento. Un punto importante para observar es que esta reducción no está distribuida de forma uniforme a nivel mundial ni dentro de una región o país determinado (Figura 29.23).

Los cambios pronosticados aumentarían la diferencia actual en la producción de cultivos de cereales entre los países desarrollados y en desarrollo. Los resultados del estudio tienden a mostrar un aumento en la producción de los países desarrollados, especialmente en latitudes medias (regiones templadas). Por el contrario, la producción en las naciones en desarrollo, como grupo, disminuiría en un 10 por ciento, con un aumento asociado de la población en riesgo de sufrir hambre. En muchas de estas regiones, la variabilidad climática y las condiciones climáticas marginales para la agricultura empeoran bajo los patrones pronosticados de cambio climático global.

29.11 | El cambio climático afectará directa e indirectamente a la salud humana

El cambio climático tendrá una variedad de efectos directos e indirectos sobre la salud humana. Los efectos directos incluirían un aumento del estrés por calor, asma y una variedad de enfermedades cardiovasculares y respiratorias. Los efectos indirectos de la salud probablemente incluirán una mayor incidencia de enfermedades contagiosas, aumento de la mortalidad y lesiones debidas al incremento de los desastres naturales (inundaciones, huracanes, etc.), y cambios en la dieta y en la nutrición debidas al cambio en la producción agrícola.

En muchos estudios se ha examinado la relación directa entre las máximas temperaturas de verano y las tasas de mortalidad. Se espera que el cambio climático cambie la frecuencia de los días muy calurosos. Por ejemplo, si la temperatura media de julio en Chicago, Illinois, tuviera que aumentar 3 °C, la probabilidad de que el índice de calor supere los 35 °C (95 °F) durante el mes aumenta de 1/20 a 1/4. En los Estados Unidos, las condiciones de calor húmedo durante las noches de verano provocan la mayor mortalidad. El mayor número de víctimas mortales en los Estados Unidos ocurrió durante el verano de 1936, cuando se registraron 4.700 muertes más debido a causas relacionadas con el calor. En las últimas décadas, ocurrieron 1.200 muertes

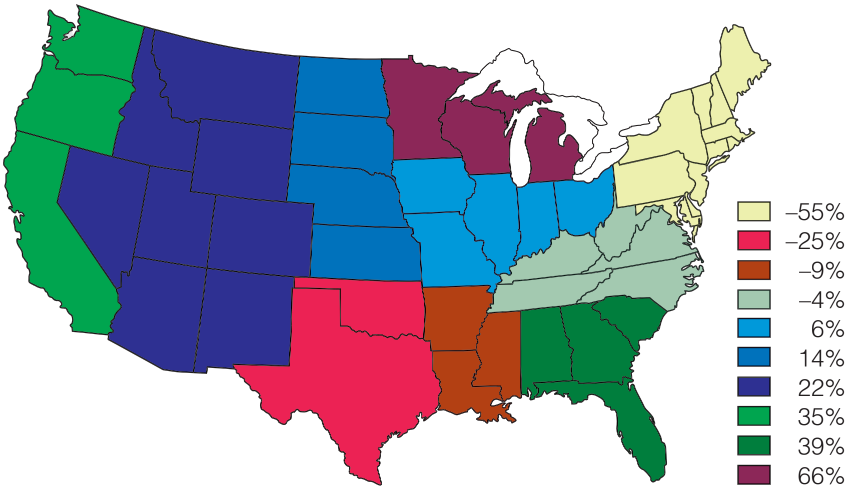


Figura 29.23 | Cambios en la producción de cultivos regionales hacia el año 2060 para Estados Unidos bajo un cambio climático según la predicción de MCG del Instituto Goddard de Estudios Espaciales (suponiendo un aumento promedio de 3 °C en la temperatura, 7 por ciento de aumento de las precipitaciones y 530 ppm de CO_2). (Adaptado de Adams y col. 1995.)

Perfil de investigadores | Erika Zavaleta

Departamento de Estudios Ambientales
Universidad de California, Santa Cruz, California

Las actividades humanas están alterando la atmósfera y el clima de la Tierra de varias formas. Los aumentos en las concentraciones atmosféricas de CO_2 contribuyen a aumentar las temperaturas globales y los cambios en los patrones anuales de las precipitaciones (véase el Apartado 29.6). La fijación de nitrógeno (N) antropogénico global (véase Cuestiones de ecología: Fertilizantes de nitrógeno) ahora superan todas las fuentes naturales de fijación de N y sus productos incluyen gases de efecto invernadero como el N_2O.

La forma en que estos cambios globales en el clima y en la química atmosférica pueden alterar la diversidad de las comunidades al cambiar la disponibilidad de recursos y al afectar la función de especies individuales es central para la investigación de la ecóloga Erika Zavaleta, de la Universidad de California, Santa Cruz. Desde mediados de los años 90, Zavaleta y sus colegas de la Universidad de Stanford han estudiado la respuesta de los ecosistemas de praderas de California a los cambios en el clima, CO_2 atmosférico, y deposición de N basados en futuros escenarios desarrollados para la región.

Los estudios de Zavaleta se llevaron a cabo en las praderas de California en la Reserva Biológica Jasper Ridge en el área de la bahía de San Francisco. La comunidad de la pradera está compuesta de gramíneas anuales, plantas herbáceas con flores anuales y bienales, con algunos grupos de gramíneas, y otras herbáceas perennes y arbustos. Las gramíneas anuales son las dominantes en la comunidad, y contribuyen a la mayoría de la biomasa vegetal durante el período de máxima producción primaria durante la estación de crecimiento.

En ese clima de tipo mediterráneo de la región, las plantas anuales (gramíneas y herbáceas) germinan con el comienzo de las lluvias de otoño-invierno (véase el Apartado 23.5). Las plantas luego fructifican y envejecen cuando la limitación del agua se vuelve más severa con la finalización de las lluvias en marzo-mayo. El corto espacio de vida y la pequeña estatura de estas plantas anuales que dominan estas comunidades hacen de este lugar un sistema experimental excelente para examinar la respuesta de la comunidad a las condiciones ambientales alteradas durante un período de múltiples generaciones.

En 1997, Zavaleta y sus colegas establecieron 32 parcelas circulares de 2 m de diámetro y rodeado cada una con un tabique sólido por debajo del suelo a 50 cm de profundidad. Cada parcela después se dividió en cuatro cuadrantes de 0,78 m^2 usando tabiques sólidos debajo del suelo y con malla sobre el terreno. Se aplicaron cuatro tratamientos de cambio global a las parcelas experimentales: (1) alto contenido de CO_2 (ambiente más 300 ppm), (2) calentamiento (80 W/m^2 de radiación térmica que provocó un calentamiento de la superficie del suelo de 0,8-1,0 ºC), (3) altas precipitaciones (aumentadas en un 50 por ciento, incluyendo una extensión de la estación de crecimiento de 20 días) y (4) deposición de N (aumentada en 7 g/m^2/día).

El diseño experimental de las parcelas y la aplicación de los tratamientos puede observarse en la fotografía de la Figura 1. Se aumentó el CO_2 con un sistema de aire libre con emisores que rodean cada parcela y que liberaban CO_2 puro a nivel de las hojas. El calentamiento se aplicó con lámparas infrarrojas suspendidas sobre el centro de cada parcela. Se produjeron precipitaciones extra con aspersores aéreos y líneas de goteo. La extensión de la estación de crecimiento se produjo en dos aplicaciones: 10 y 20 días después del último evento de lluvias naturales. La deposición de N se administró con aplicaciones de $Ca(NO_3)_2$ líquido (en otoño) y de liberación lenta (en invierno) cada año.

Los cuatro tratamientos se aplicaron en una a cuatro formas combinadas (véase la leyenda de la Figura 2 para la descripción de las combinaciones de tratamientos), cada uno se repitió ocho veces. Los tratamientos comenzaron en noviembre de 1998 y continuaron por un período de 3 años.

Para evaluar la influencia de los tratamientos de cambio global sobre la comunidad de praderas dentro de las parcelas experimentales, se llevó a cabo un censo en mayo de cada año para determinar la diversidad de las especies vegetales en cada parcela. La diversidad vegetal se cuantificó usando la riqueza de especies (número total de especies).

Al finalizar los 3 años, tres de los cuatro tratamientos de cambio global habían alterado totalmente la diversidad vegetal (Figura 2). La deposición de N redujo la diversidad total de las especies vegetales en un 5 por ciento y el alto nivel de CO_2

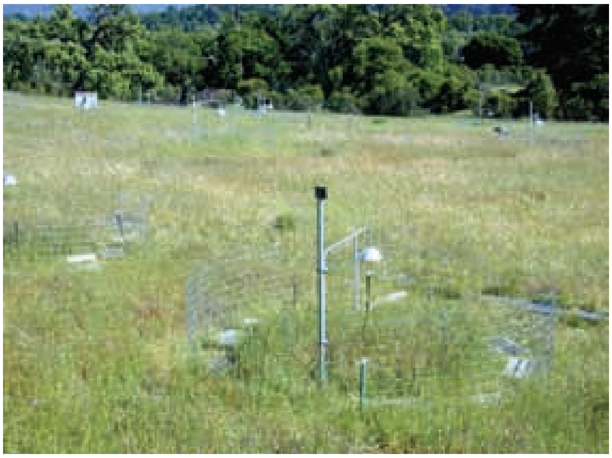


Figura 1 | Un terreno de estudio experimental en la Reserva Biológica Jasper Ridge.

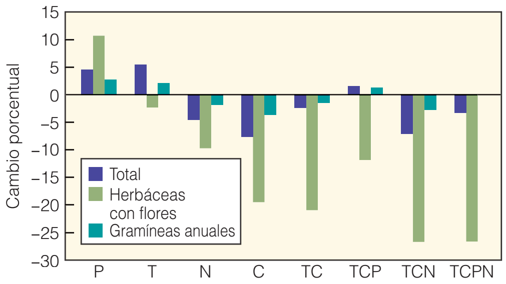


Figura 2 | Cambios en la diversidad total, de herbáceas con flores y de gramíneas anuales bajo tratamientos únicos y combinados de cambio global. Los valores son diferencias porcentuales entre controles y niveles elevados para cada tratamiento, según los valores de la riqueza de especies media para cada tratamiento. Tratamientos: C, CO_2; T, Calentamiento; P, precipitaciones; N, nitrógeno; TC calentamiento y CO_2; TCP, calentamiento, CO_2 y precipitaciones; TCN, calentamiento, CO_2 y nitrógeno; TCPN, calentamiento, CO_2, precipitaciones y nitrógeno.

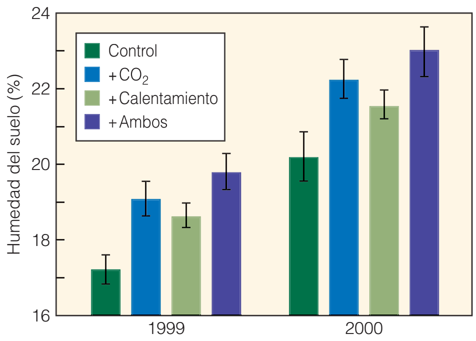


Figura 3 | Efectos del calentamiento y alto nivel de CO_2 sobre la humedad del suelo en primavera para 1999-2000. Los valores son medias de la humedad del suelo de enero a julio para cada año.

redujo la diversidad vegetal global en un 8 por ciento. Por el contrario, las altas precipitaciones aumentaron la diversidad vegetal en un 5 por ciento. El cuarto tratamiento, la temperatura elevada, careció de efecto significativo sobre la diversidad de especies vegetales en la parcela experimental. Los efectos de alto nivel de CO_2, deposición de N y precipitaciones sobre la diversidad total fue impulsado principalmente por ganancias y pérdidas significativas de las especies herbáceas (véase la Figura 2), que constituyen la mayor parte de la diversidad vegetal nativa de las praderas de California. La reducción en la diversidad con el tratamiento de deposición de N fue en parte una función de la pérdida de las tres especies herbáceas fijadoras de N. Al contrario de las especies de herbáceas con flores, la diversidad de las gramíneas anuales no produjo apenas respuesta para todos los tratamientos de cambio global individuales.

Los cuatro escenarios de combinaciones de tratamientos produjeron reducciones medias en la diversidad de las herbáceas de más del 10 por ciento (véase la Figura 2). La diversidad de este grupo funcional, que incluye muchas de las especies nativas y raras de las praderas de California, parece sensible a la reducción independientemente de la deposición de N y del aumento de las precipitaciones. Los efectos de estas cuatro combinaciones de tratamientos sobre la diversidad vegetal total no fueron significativos, sin embargo, debido a que el aumento en la diversidad de las gramíneas perennes compensa parcialmente las pérdidas del resto de herbáceas.

Tal vez el resultado más interesante e inesperado de los experimentos de Zavaleta surgió de una comparación en la que solamente se usó un subgrupo de tratamientos: nivel elevado de CO_2 (C), calentamiento (T), y CO_2 más calentamiento (C + T) Generalmente se cree que el calentamiento global puede aumentar la aridez de los ecosistemas con agua limitada, como las praderas de California, acelerando la evapotranspiración. Sin embargo, los experimentos conducidos por Zavaleta y sus colegas produjeron el efecto contrario. El calentamiento simulado aumentó la humedad del suelo de primavera en un 5-10 por ciento bajo un nivel de CO_2 ambiente y elevado (Figura 3). Este efecto no fue el resultado de una reducción del área de hojas o de la producción de plantas bajo temperaturas elevadas sino un resultado del envejecimiento más temprano de las plantas (a finales de mayo y comienzos de junio) en los tratamientos de alta temperatura. Las menores pérdidas de agua por transpiración como resultado de la senescencia más temprana proporcionan un mecanismo para el aumento inesperado de la humedad del suelo y este enlace biótico entre el calentamiento y el balance de agua puede muy bien demostrar ser una influencia importante sobre la respuesta de las comunidades de la pradera y la sabana al cambio climático.●

Bibliografía

Zavaleta, E. S., B. D. Thomas, N. R. Chiariello, G. P. Asner, and C. B. Field. 2003. Plants reverse warming effect on ecosystem water balance. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA 100:9892-9893.

Zavaleta, E. S., M. R. Shaw, N. R. Chiariello, H. A. Mooney, and C. B. Field. 2003. Additive effects of simulated climate changes, elevated CO_2 and nitrogen deposition on grassland diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* USA 100:7650-7654.

1. En los resultados de los tratamientos combinados presentados en la Figura 2, ¿De qué manera influye el aumento de las precipitaciones en los efectos de un alto nivel de CO_2 y temperatura sobre la diversidad de especies herbáceas?
2. Según el tema de la respuesta de las plantas a un aumento de CO_2 presentado en el Apartado 29.5, ¿de qué manera podrían influir los cambios en la conductancia estomática (y transpiración) sobre la humedad del suelo en la estación del crecimiento?

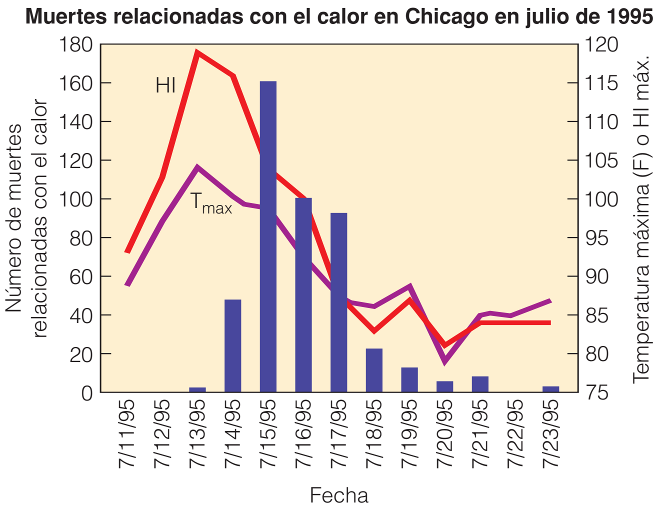


Figura 29.24 | Este gráfico hace un seguimiento de la temperatura máxima ($T_{\text{máx}}$), índice de calor (HI), y muertes relacionadas con el calor en Chicago cada día desde el 11 al 23 de julio de 1995. La línea color granate muestra la temperatura diaria máxima, la línea roja muestra el índice de calor y las barras indican el número de muertes del día. (Adaptado de NOAA/ NCDC.)

más en Dallas durante el verano de 1980 y 566 en Chicago durante el mes de julio de 1995 (Figura 29.24). Los análisis de los escenarios de cambio climático muestran un significativo aumento de la mortalidad relacionada con el calor en todas las regiones de los Estados Unidos en pocas décadas (Figura 29.25). Durante las olas de calor, las enfermedades cardiovasculares y respiratorias son las principales causas de mortalidad. Los ancianos y los niños normalmente están en mayor peligro durante estos períodos.

Además de la mortalidad directa relacionada con el calor, la distribución y tasas de transmisión de enfermedades infecciosas recibirán la influencia de los cambios en los patrones regionales del clima. La enfermedad consiste en agentes, como los virus, bacterias, protozoos y organismos huéspedes (seres humanos). Algunas enfermedades se transmiten al hombre por medio de organismos intermedios o vectores (véase el Apartado 15.4). Los insectos son un vector primordial de enfermedad en el ser humano. Aunque actúan como portadores, los mismos insectos no son afectados por el agente de la enfermedad. Los virus transmitidos por insectos (llamados arbovirus por virus transmitidos por artrópodos) comprenden una amplia variedad de enfermedades. Los insectos más comunes implicados en la transmisión de arbovirus son los mosquitos, garrapatas y esquistosomas. Aproximadamente 102 arbovirus pueden producir enfermedades en el hombre. De esta cantidad, aproximadamente el 50 por ciento de los mosquitos se ha aislado. Los insectos que portan estos agentes de enfermedad se adaptan a ecosistemas específicos para la supervivencia y reproducción y

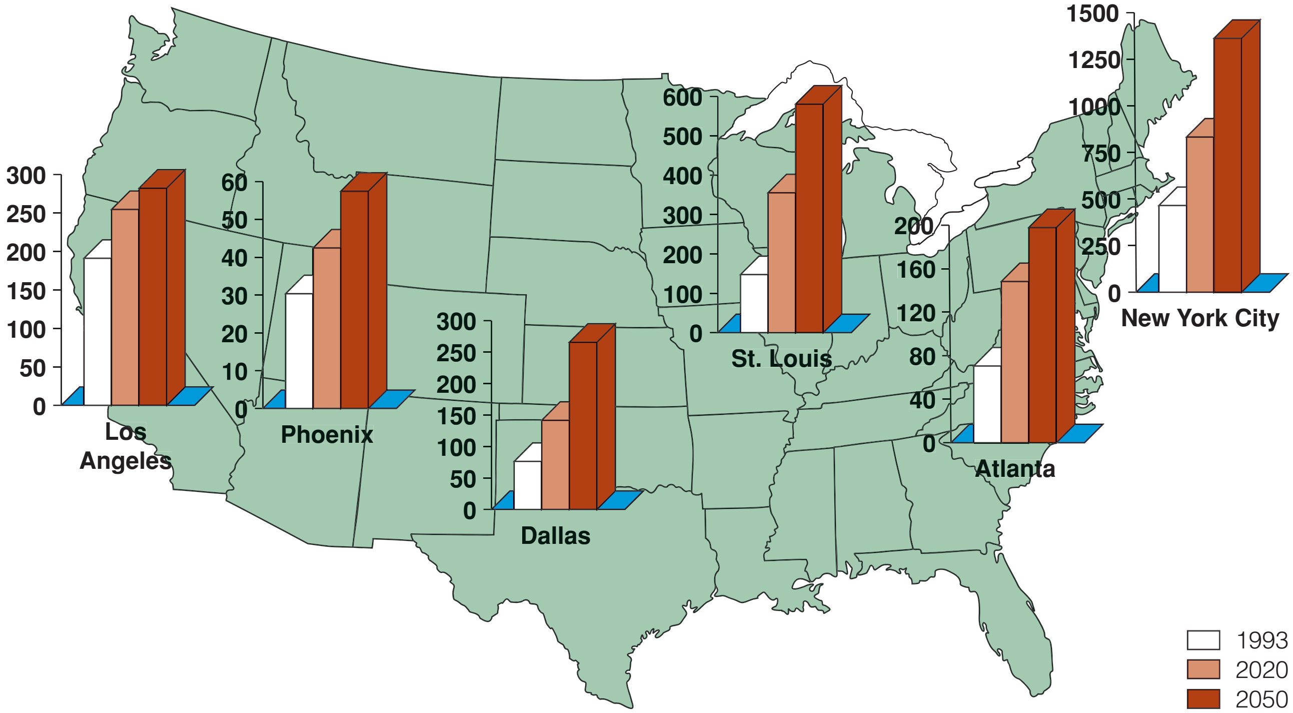


Figura 29.25 | Media anual de las muertes en exceso relacionadas con el clima en los años 1993, 2020 y 2050 en varias ciudades de los Estados Unidos. Las proyecciones futuras de mortalidad relacionada con el clima se basan en los cambios climáticos pronosticados por los MCG del Laboratorio de Dinámica Geofísica de Fluidos. (Adaptado de Kalstan y Green 1997.)

muestran tolerancias específicas a las características del clima, tales como la temperatura y la humedad. Los cambios en el clima afectarán a su distribución y abundancia, lo mismo que ocurre con el papamoscas fibí (Apartado 29.7, Figura 29.16).

Una enfermedad transmitida por insectos es la malaria, una infección recurrente producida en el hombre por protozoos parásitos transmitidos por la picadura de un mosquito hembra del género *Anopheles* infectado. La temperatura óptima para la reproducción del *Anopheles* es de 20 °C a 30 °C, con una humedad relativa de más del 60 por ciento. Los mosquitos mueren a temperaturas superiores a los 35 °C y con una humedad relativa inferior al 25 por ciento. Actualmente, el 40 por ciento de la población mundial está en riesgo y más de 2 millones de personas mueren cada año por malaria. La distribución actual de la malaria se modificará ampliamente con el cambio climático. Se espera que la expansión del territorio geográfico del mosquito *Anopheles* hacia los climas actualmente más templados aumente la proporción de la población mundial en riesgo de sufrir esta enfermedad infecciosa a más del 60 por ciento hacia finales del siglo XXI.

El dengue y la fiebre amarilla son enfermedades virales que también transmiten los mosquitos. En el caso de estos virus, el vector es el mosquito *Aedes aegypti*, que se ha adaptado al ambiente urbano. La colonización de parte de este mosquito se limita a áreas con una temperatura diaria promedio de 10 °C o más. El virus que causa la fiebre amarilla vive en los mosquitos solamente cuando las temperaturas exceden los 24 °C bajo una alta humedad relativa. Las epidemias ocurren cuando las temperaturas anuales medias exceden los 20 °C, haciendo de ésta una enfermedad de las regiones boscosas tropicales. La fiebre amarilla actualmente es frecuente en África y América Latina pero se ha detectado al Norte en los puertos de latitud media de Bristol, Filadelfia y Halifax, donde los mosquitos han sobrevivido en los tanques de agua de los barcos que viajan desde regiones tropicales. Un cambio climático tendría influencia directa en la distribución del virus y de su vector, el mosquito.

29.12 | La comprensión del cambio global requiere del estudio de la ecología a escala global

Las concentraciones atmosféricas de CO_2 en aumento y otros gases de efecto invernadero y los cambios potenciales en los patrones del clima global que pueden producirse, presentan una nueva clase de problemas ecológicos. Para comprender el efecto del aumento de las emisiones de CO_2 por combustión de combustibles fósiles y por la deforestación de tierras, hemos examinado el ciclo del carbono a escala global (véase la Figura 22.5), vinculando atmósfera, hidrósfera, biósfera y litósfera. Aunque en los apartados previos nos hemos concentrado en el aumento de las concentraciones del CO_2 y en los cambios climáticos sobre las poblaciones, comunidades y ecosistemas, los posibles efectos no son unidireccionales. Como presentáramos en el Apartado 29.8, los ecosistemas también influyen sobre el CO_2 atmosférico y los patrones climáticos regionales. Por ejemplo, si el clima cambia como se observa en la Figura 29.19, la distribución y abundancia globales de selvas tropicales disminuirá drásticamente. Las selvas tropicales son los ecosistemas terrestres más productivos del planeta. Una disminución significativa de estos ecosistemas reducirá la productividad primaria global, la absorción de CO_2 de la atmósfera, y el almacenamiento de CO_2 como carbono orgánico en la biomasa. En efecto, mientras las selvas tropicales se reducen, el CO_2 atmosférico aumentará. La sequía de estas regiones matará árboles, aumentará el número de incendios y se transferirá el carbono almacenado en la biomasa viviente a la atmósfera como CO_2 casi de la misma manera que lo hace la deforestación en estas regiones (véase el Apartado 20.2). El aumento del CO_2 atmosférico aumentará el efecto invernadero, aumentando aún más el problema. En este caso, los cambios en la superficie terrestre actúan como bucle de retroalimentación positiva para elevar las concentraciones atmosféricas de CO_2.

Pero si el aumento del nivel atmosférico de CO_2 y el cambio climático aumentan la productividad de los ecosistemas mundiales, absorberán más CO_2 de la atmósfera. El aumento de la productividad funcionará como retroalimentación negativa, haciendo bajar las concentraciones atmosféricas de CO_2.

Además del clima cambiante indirectamente a través de la influencia sobre las concentraciones atmosféricas de CO_2, los cambios en la distribución de selvas pueden influir en el clima directamente alterando los patrones de precipitaciones regionales. En algunas regiones, tales como las extensas áreas de selvas tropicales, una parte significativa de las precipitaciones está constituida por agua que ha sido transpirada por la vegetación del área. Efectivamente, el agua es reciclada localmente a través del ciclo hidrológico (véase la Figura 4.2). La eliminación del bosque (ya sea por deforestación o cambio de distribución de ecosistemas como en la Figura 29.19, reduce la transpiración y aumenta el flujo de los ríos que transportan agua desde el área. En experimentos en los que se utilizaron MCG y modelos climáticos regionales se han examinado los efectos potenciales de la deforestación a gran escala de la cuenca amazónica. Las observaciones sugieren que la pérdida de la cubierta de la selva produciría una reducción significativa de las precipitaciones anuales reduciendo el ciclo interno del agua dentro de la selva. Esto efectivamente cambiaría el clima de la región y sería poco probable que la selva pudiera restablecerse.

Gordon Bonan y sus colegas del Centro Nacional de Investigaciones Atmosféricas (NCAR) en Boulder, Colorado, han presentado otro ejemplo de influencia directa de los ecosistemas sobre el clima regional. El mayor grado de calentamiento bajo altos niveles de CO_2 se produce en las latitudes del Norte (véase el Apartado 29.6). El calentamiento pronosticado reduciría significativamente la cubierta de nieve en esta región y cambiaría la distribución de los bosques boreales al Norte. Un factor importante que influye en la absorción relativa y reflexión de la radiación de onda corta (radiación solar) por parte de la superficie de la Tierra es el albedo. El albedo es un índice de la capacidad de una superficie de reflejar la radiación solar y devolverla al espacio. La nieve tiene un albedo alto, o reflectancia, mientras que la vegetación (que es de color más oscuro) tiene un albedo bajo. Tanto la reducción de la cubierta de nieve como el movimiento hacia el Norte del bosque boreal reducirían el albedo regional, aumentando de este modo la cantidad de radiación solar absorbida por la superficie de la Tierra. Este aumento de la absorción de radiación aumentaría aún más las temperaturas regionales, funcionando como un bucle de retroalimentación positiva.

Estas no son conexiones simples. Para comprender las interacciones entre la atmósfera, los océanos y los ecosistemas terrestres se requiere de ecólogos que estudien la Tierra como un sistema único e integrado. Es solamente mediante el desarrollo de una ecología global que los ecólogos, al trabajar junto con los oceanógrafos y los científicos atmosféricos, podrán comprender las consecuencias potenciales de la duplicación de la concentración de CO_2 en la atmósfera en el próximo siglo.

Resumen

Gases de efecto invernadero y clima (29.1)

Una variedad de compuestos químicos en la atmósfera absorben radiación térmica (de onda larga) emitida por la superficie y atmósfera terrestres. Estos compuestos se llaman gases de efecto invernadero. La atmósfera se calienta por este mecanismo, llamado efecto invernadero. Las concentraciones de estos gases de efecto invernadero están aumentando, provocando preocupación acerca de sus posibles impactos sobre el clima de la Tierra.

Aumento de las concentraciones atmosféricas de CO_2 (29.2)

Las observaciones directas que comenzaron en 1958 revelan un aumento exponencial en la concentración atmosférica de CO_2. El aumento es el resultado directo de la combustión de combustibles fósiles y de la deforestación para la agricultura.

Destino de las emisiones de CO_2 (29.3)

Del CO_2 liberado por la combustión de los combustibles fósiles y la deforestación de la tierra, solamente aproximadamente un 60 por ciento permanece en la atmósfera. El resto es absorbido por los océanos y por los ecosistemas terrestres. Los cálculos de la difusión de CO_2 en las aguas superficiales proporcionan una estimación de la absorción por parte de los océanos. Se calcula que la absorción de carbono por los ecosistemas terrestres es la diferencia entre ingresos a la atmósfera, concentraciones atmosféricas y absorción por parte de los océanos.

Absorción oceánica (29.4)

Más del 85 por ciento del volumen oceánico está constituido por aguas profundas (>200 m de profundidad). El dióxido de carbono se difunde desde la atmósfera a las aguas superficiales. El aumento de las concentraciones atmosféricas produce una mayor absorción de CO_2 en las aguas superficiales. La termoclina limita la mezcla vertical y por lo tanto la tasa de transferencia de CO_2 desde la superficie a las profundidades.

Respuesta de las plantas (29.5)

En general, las plantas responden al aumento de CO_2 atmosférico con tasas más altas de fotosíntesis y con el cierre parcial de estomas. Estas respuestas aumentan la eficiencia del uso del agua. Las respuestas a la exposición a largo plazo varían, e incluyen una mayor asignación de carbono a la producción de las raíces, una menor asignación a la producción de las hojas y una reducción de la densidad estomática. Los científicos están estudiando los efectos a largo plazo sobre la productividad primaria neta.

Cambio climático global (29.6)

El dióxido de carbono es un gas de efecto invernadero. Atrapa la radiación de onda larga emitida desde la superficie de la Tierra, calentando la atmósfera. Las concentraciones atmosféricas de CO_2 en aumento y otros gases de efecto invernadero podrían aumentar la temperatura media global en unos 1,4 °C a 5,8 °C hacia el año 2100. El calentamiento no será uniforme en la Tierra. Se ha pronosticado que el mayor calentamiento se producirá durante los meses de invierno en las latitudes septentrionales. Se pronostica una mayor variabilidad del clima, lo cual incluye cambios en las precipitaciones y frecuencia de tormentas. La entrada de sulfatos y otros aerosoles de fuentes provenientes del ser humano actúa para reducir la entrada de radiación solar a la superficie de la Tierra, y así reducir el calentamiento.

Cambio climático y ecosistemas (29.7)

La distribución y abundancia de especies cambiará cuando cambien la temperatura y las precipitaciones. El cambio en el clima influirá en la capacidad competitiva de las especies y por lo tanto cambiará los patrones de zonación y sucesión de la comunidad. Los procesos del ecosistema como la descomposición y la circulación de nutrientes son sensibles a la temperatura y la humedad y el clima cambiante los afectará.

Distribución de ecosistemas (29.8)

Los cambios en el clima también cambiarán la distribución y abundancia de los ecosistemas terrestre y acuático. Estos cambios en la distribución del ecosistema influyen en los patrones globales de la diversidad de vegetales y animales.

Cambio climático y nivel del mar (29.9)

El nivel del mar actualmente se está elevando globalmente a una velocidad promedio de 1,8 mm por año. Se estima que el calentamiento global provocará un aumento del nivel del mar de unos 0,88 m hacia el año 2100, cuando las capas de hielos polares se derritan y las aguas del océano más calientes se expandan. Un aumento del nivel del mar de esta magnitud tendrá importantes efectos sobre la gente que vive en áreas costeras. Además, el aumento del nivel del mar afectará a los ecosistemas costeros como playas, estuarios y manglares.

Cambio climático y agricultura (29.10)

El cambio climático afectará a la producción agrícola global. Reducciones en la producción de cultivos de condiciones más secas en parte serán compensadas por aumentos en las tasas de fotosíntesis bajo altos niveles de CO_2 atmosférico; sin embargo, los modelos actuales proyectan una disminución del 5 por ciento en la producción global de cultivos de cereales. Esta disminución no se distribuye de forma uniforme. Los países desarrollados en latitudes medias obtendrán un ligereo aumento, mientras que la producción en los países en desarrollo en los trópicos, disminuirá. El resultado será mayores hambrunas.

Cambio climático y salud humana (29.11)

El cambio climático tendrá efectos directos e indirectos sobre la salud humana. Se espera el aumento de las tasas de mortalidad como resultado de muertes relacionadas con el calor asociadas a enfermedades respiratorias y cardiovasculares. Los efectos indirectos sobre la salud incluyen un aumento de la mortalidad y lesiones por desastres naturales relacionados con el clima, y también por cambios en la dieta y la nutrición como resultado de los cambios en la producción agrícola. También se verán afectadas las tasas de distribución y de transmisión de enfermedades infecciosas transmitidas por insectos que están directamente relacionadas con el clima, como la malaria.

Ecología global (29.12)

Para comprender el efecto del aumento de las concentraciones de los gases de efecto invernadero en la atmósfera y el cambio climático global, tenemos que estudiar a la Tierra completa como un sistema único y complejo.

Preguntas de estudio

1. ¿Por qué se llama al CO_2 gas de efecto invernadero?
2. ¿Cuáles son las principales fuentes de gases de efecto invernadero, especialmente de CO_2?
3. No todo el CO_2 liberado a la atmósfera permanece allí. ¿Qué ocurre con el resto?
4. ¿De qué manera el alto nivel de CO_2 influye en las tasas de fotosíntesis y transpiración?
5. ¿Qué limita la transferencia de CO_2 desde las aguas superficiales del océano a las aguas profundas?
6. ¿Cómo podrían influir los cambios en el clima (temperatura y precitaciones) en la distribución de las especies vegetales y animales?
7. ¿Cómo podrían influir los cambios en el clima en la distribución y abundancia de los ecosistemas terrestres?
8. ¿Cómo está cambiando actualmente el nivel del mar?
9. ¿De qué manera el calentamiento global influirá sobre los niveles del mar?
10. ¿Cómo podría influir el aumento de los niveles del mar en las poblaciones humanas y en los ambientes costeros?
11. ¿Cómo podrían influir los cambios climáticos en la producción agrícola? ¿Cómo influirán los niveles de CO_2 en el aumento en la producción de cultivos?
12. ¿Cómo podría influir el cambio climático en la salud humana, tanto directa como indirectamente?

Bibliografía adicional

Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in changing environments: Linking physiological, population, and community ecology*. New York: Cambridge Univ. Press.

Este libro proporciona muchos ejemplos excelentes de enfoques experimentales que examinan la respuesta de las especies de plantas a los altos niveles de dióxido de carbono.

Graedel, T. E., and P. J. Crutzen. 1995. *Atmosphere, climate, and change*. Scientific American Library. New York: W. H. Freeman.

Excepcional introducción al tema del cambio climático global.

Houghton, J. 1997. *Global warming: The complete briefing*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Versión condensada de los hallazgos del informe IPCC mencionado a continuación y escrito por el presidente del IPCC.

Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC) Tercer informe de evaluación-Cambio climático. 2001. Disponible en http://www.ipcc.ch/.

Resumen del informe de evaluación del IPCC disponible en línea en la página web indicada arriba. El resumen proporciona una revisión amplia sobre el tema del cambio climático. También están disponibles en esta página informes científicos detallados.

National Assessment Synthesis Team, US Global Change Research Program. 2000. Climate change impacts on the United States: The potential consequences of climate variability and change. U.S. national assessment. Disponible en http://www.usgcrp.gov/usgcrp/nacc/default.htm.

En este informe se proporciona un resumen de la evaluación nacional de los EE. UU. impuesta por el Congreso. Se pueden encontrar resúmenes detallados sobre impactos regionales en la página web indicada arriba.

Peters, R. L., and T. E. Lovejoy, eds. 1992. *Global warming and biological diversity*. New Haven: Yale University Press.

Un examen formal y ameno sobre el efecto potencial del calentamiento global sobre la vegetación, suelo, animales, parásitos, enfermedades y ecosistemas.

Schneider, S. H. 1989. *Global warming*. San Francisco: Sierra Club Books.

Examen muy interesante sobre el calentamiento global y el debate surgido en política y en los medios.

Watson, R. T., M. C. Zinyowera, R. H. Moss, and D. J. Dokken, eds. 1998. The regional impacts of climate change (informe especial del Grupo de Trabajo II del IPCC). Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.

Este breve volumen proporciona un excelente análisis de los impactos potenciales del cambio climático sobre regiones específicas del mundo.

Woodward, F. I., ed. 1992. *Global climate change: The ecological consequences*. London: Academic Press.

Esta serie de artículos tiene especial énfasis en proporcionar un análisis de la investigación sobre cambio climático.

Referencias

Capítulo 1 | Naturaleza de la ecología

Bronowski, J. 1956. *Science and human values.* Harper & Row.

Brower, J. E., and J. H. Zar. 1984. *Field and laboratory methods for general ecology.* 2d ed. Dubuque, IA: Wm. Brown.

Cox, G. W. 1985. *Laboratory manual for general ecology.* 5th ed. Dubuque, IA: Wm. Brown.

Egerton, F. N., ed. 1977. *History of American ecology.* New York: Arno Press.

Golley, F. B. 1993. *A history of the ecosystem concept in ecology: More than the sum of its parts.* New Haven: Yale University Press.

Hagen, J. B. 1992. *An entangled bank: The origins of ecosystem ecology.* New Brunswick, NJ: Rutgers University Press.

Kingsland, S. 1995. *Modeling nature.* Chicago: University of Chicago Press.

McIntosh, R. P. 1985. *The background of ecology: Concept and theory.* New York: Cambridge University Press.

Sheall, J. (ed.). 1988. *Seventy-five years of ecology: The British Ecological Society.* Oxford: Blackwell Scientific Publishers.

Worster, D. 1977. *Nature's economy.* San Francisco: Sierra Club Books.

Capítulo 2 | Adaptación y evolución

Boag, P. T., and P. R. Grant. 1981. Intense natural selection in a population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galapagos. *Science* 214:82-85.

Darwin, C. 1859. *The origin of species.* Philadelphia: McKay. [Reprinted from 6th London edition.]

Desmond, A., and J. Moore. 1991. *Darwin.* New York: Warner Books.

Futuyma, D. J. 1984. *Evolutionary biology.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Grant, P. 1999. *Ecology and evolution of Darwin's finches.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Grant, V. 1971. *Plant speciation.* New York: Columbia University Press.

———. 1985. *The evolutionary process: A critical review of evolutionary theory.* New York: Columbia University Press.

Hartl, D. 1988. *A primer of population genetics.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Highton, R. 1995. Speciation in eastern North American salamanders of the Genus *Plethodon. Annual Review of Ecology and Systematics* 26:579-600.

Lack, D. 1974. *Darwin's finches: An essay on the general biological theory of evolution.* London: Cambridge University Press.

Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

———. 1991. *One long argument.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Reznick, D., F. H. Shaw, F. H. Rodd, and R. G. Shaw. 1997. Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science* 275:1934-1937.

White, M. J. D. 1978. *Models of speciation.* San Francisco: Freeman.

Capítulo 3 | Clima

Ahrens, C. D. 2000. *Meteorology today,* 6th ed. Pacific Grove, CA: Brooks/Cole.

Berry, R. G., and R. J. Corley. 1992. *Atmosphere, weather, and climate,* 5th ed. New York: Routledge.

Gates, D. M. 1962. *Energy exchange in the biosphere.* New York: Harper & Row.

Geiger, R. 1965. *Climate near the ground.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Graedel, T. E., and P. J. Crutzen. 1997. *Atmosphere, climate and change.* New York: Scientific American Library.

Landsberg, H. E. 1970. Man-made climatic changes. *Science* 170:1265-1274.

Lee, R. 1978. *Forest microclimatology.* New York: Columbia University Press.

Capítulo 4 | Ambiente acuático

Bainbridge, R., G. C. Evans, and O. Rackham (eds.). 1966. *Light as an ecological factor.* Oxford, England: Blackwell Scientific Publications.

Clark, G. A. 1939. Utilization of solar energy by aquatic organisms. *Problems in Lake Biology* 10:27-38.

Garrison, T. 1995. *Essentials of oceanography.* Belmont, CA: Wadsworth Publishing Company.

Hynes, H. B. N. 1970. *The ecology of running water.* Toronto: University of Toronto Press.

Likens, G. E. (ed.). 1985. *An ecosystem approach to aquatic ecology: Mirror Lake and environment.* New York: Springer-Verlag.

Nybakken, J. W. 1997. *Marine biology: An ecological approach,* 4th ed. San Francisco: Addison Wesley.

Capítulo 5 | Ambiente terrestre

Boul, S. W., F. D. Hole, R. J. McCracken, and R. J. Southward. 1997. *Soil genesis and classification.* Ames, IA: Iowa State University Press.

Brady, N. C., and R. W. Weil. 1996. *The nature and properties of soils,* 11th ed. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.

Brown, L. R., and E. C. Wolf. 1984. *Soil erosion: Quiet crisis in the world economy.* Washington, DC: Worldwatch Institute.

Cernusca, A. 1976. Energy exchange within individual layers of a meadow. *Oecologica* 23:148.

Farb, P. 1959. *The living earth.* New York: Harper and Row.

Soil Survey Division Staff 1993. *Soil survey manual.* Handbook 18. Washington D.C: U.S. Government Printing Office.

Hutchinson, B. A., and D. R. Matt. 1977. The distribution of solar radiation within a deciduous forest. *Ecological Monographs* 47:185-207.

Jenny, H. 1980. *The soil resource.* New York: Springer-Verlag.

Killham, K. 1994. *Soil ecology.* New York: Cambridge University Press.

Lutz, H. J., and R. F. Chandler. 1946. *Forest soils.* New York: Wiley.

Patton, T. R. 1996. *Soils: A new global view.* New Haven, CT: Yale University Press.

Pfitsch, W.A. and R.W. Pearcy.1989. Daily carbon gain by *Adenocaulon bicolor* (Asteraceae), a redwood forest under-

story herb, in relation to its light environment. *Oecologia* 80:465-470.

Reifsnyder, W. E., and H. W. Lull. 1965. *Radiant energy in relation to forests.* Technical Bulletin No. 1344. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture.

Capítulo 6 | Adaptaciones vegetales al medio ambiente

Augspurger, C. K. 1982. Light requirements of neotropical tree seedlings: A comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72:777-795.

Bjorkman, O. 1973. Comparative studies on photosynthesis in higher plants. Page 53 in A. C. Geise, ed. *Photophysiology.* New York: Academic Press.

Bradshaw, A. D., M. J. Chadwick, D. Jowett, and R. W. Snaydon. 1964. Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. IV Nitrogen level. *Journal of Ecology* 52:665-676.

Chapin, F. S., III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260.

Chazdon, R. L., and R. W. Pearcy. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *Bioscience* 41:760-765.

Dale, J. E. 1992. How do leaves grow? *Bioscience* 42:423-432.

Davies, S. J. 1998. Photosynthesis of nine pioneer *Macaranga* species from Borneo in relation to life-history traits. *Ecology* 79: 2292-2308.

Davies, S. J., P. A. Palmiotto, P. S. Ashton, H. S. Lee, and J. V. LaFrankie. 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: Tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* 86: 662-673.

Feldman, L. J. 1988. The habits of roots. *Bioscience* 38:612-618.

Field, C. B., and H. Mooney. 1986. The photosynthetic-nitrogen relationship in wild plants. Pages 25-55 in T. J. Givnish, ed. *On the economy of plant form and function.* Cambridge: Cambridge University Press.

Grime, J. 1971. *Plant strategies and vegetative processes.* New York: Wiley.

Kirk, J. T. O. 1983. *Light and photosynthesis in aquatic systems.* New York: Cambridge University Press.

Kozlowski, T. T. 1982. Plant responses to flooding of soil. *Bioscience* 34:162-167.

Lambers, H., F. S. Chapin III, and T. L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology.* New York: Springer.

Larcher, W. 1996. *Physiological plant ecology,* 3rd ed. New York: Springer-Verlag.

Mooney, H. A. 1986. Photosynthesis. Chapter 11 in M. J. Crawley, ed. *Plant ecology.* New York: Blackwell Scientific Publications.

Mooney, H. A., O. Bjorkman, J. Ehleringer, and J. Berry. 1976. Photosynthetic capacity of in situ Death Valley plants. *Carnegie Institute Yearbook* 75: 310-413.

Parsons, T., J. R. Parsons, M.Takahashi, and B. Hargrave. 1984. *Biological oceanographic processes,* 3rd ed. New York: Pergamon Press.

Pearcy, R. W. 1977. Accilmation of photosynthetic and respiratory CO_2 to growth temperature in Atriplex lentiformis. *Plant Physiology* 61:484-486.

Reich, P. B., D. S. Ellsworth, and M. B. Walters. 1998. Leaf structure (specific leaf area) regulates photosynthesis-nitrogen relations: Evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12:948-958.

Reich, P B., M. G. Tjoelker, M. B. Walters, D. Vanderklein, and C. Buschena. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12:327-338.

Schulze, E. D., R. H. Robichaux, J. Grace, P. W. Rundel, and J. R. Ehleringer. 1987. Plant water balance. *Bioscience* 37:30-37.

Turner, N. C., and P. J. Kramer (eds.). 1980. *Adaptation of plants to water and high temperature stress.* New York: Wiley.

Woodward, I., and T. Smith. 1993. Predictions and measurements of the maximum photosynthetic rate, $A_{max,}$ at a global scale. Pages 491-508 in E. D. Schultz and M. M. Caldwell, eds. *Ecophysiology of photosynthesis.* Vol. 100. Berlin: Springer.

Capítulo 7 | Adaptaciones animales al medio ambiente

Adkisson, P. L. 1966. Internal clocks and insect diapause. *Science* 154:234-241.

Aschoff, J., S. Daan, and G. A. Gross (eds.). 1982. *Vertebrate circadian rhythms.* New York: Springer-Verlag.

Belovsky, G. E., and P. F. Jordan. 1981. Sodium dynamics and adaptations of a moose population. *Journal of Mammalogy* 63:613-621.

Cheatum, E. L., and C. W. Severinghaus. 1950. Variations in fertility of white-tailed deer related to range conditions. *Transactions of the North American Wildlife Conference* 15:170-189.

DeCoursey, P. J. 1960a. Daily light sensitivity rhythm in a rodent. *Science* 131:33-35.

———. 1960b. Phase control of activity in a rodent. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* 25:49-54.

———. (ed.). 1976. *Biological rhythms in the marine environment.* Columbia: University of South Carolina Press.

Dodd, R. H. 1973. Insect nutrition: Current developments and metabolic implications. *Annual Review of Entomology* 18:381-420.

Edmunds, L. N. 1988. *Cellular and molecular bases of biological clocks.* New York: Springer-Verlag.

Farner, D. S. 1985. Annual rhythms. *Annual Review of Physiology* 47:65-82.

French, A. R. 1992. Mammalian dormancy. Pages 105-121 in T. E. Tomasi and T. H. Horton, eds. *Mammalian energetics.* Ithaca, NY: Comstock.

Gilles, R. (ed.). 1979. *The mechanisms of osmoregulation in animals.* New York: Wiley.

Heinrich, B. (ed.). 1981. *Insect thermoregulation.* New York: Wiley.

Hill, R. W., and G. A. Wyse. 1989. *Animal physiology,* 2nd ed. New York, NY. Harper and Row.

Hill, E. P., III. 1972. Litter size in Alabama cottontails as influenced by soil fertility. *Journal of Wildlife Management* 36:1199-1209.

Hill, R. W. 1992. The altricial/precocial contrast in the thermal relations and energetics of small mammals. Pages 122-159 in T. E. Tomasi and T. H. Horton, eds. *Mammalian energetics.* Ithaca, NY: Comstock.

Hill, R. W., and G. A. Wyse. 1989. *Animal physiology.* New York: Harper & Row.

Johnson, C. H., and J. W. Hastings. 1986. The elusive mechanisms of the circadian clock. *American Scientist* 74:29-36.

Jones, R. L., and H. P. Weeks. 1985. Ca, Mg, and P in the annual diet of deer in south-central Indiana. *Journal of Wildlife Management* 49:129-133.

Lee, R. E., Jr. 1989. Insect cold-hardiness: To freeze or not to freeze. *Bioscience* 39:308-313.

Leith, H. (ed.). 1974. *Phenology and seasonality modeling.* New York: Springer-Verlag.

Lyman, C. P., A. Malan, J. S. Willis, and L. C. H. Wang. 1982. *Hibernation and torpor in mammals and birds.* New York: Academic Press.

Maloly, C. M. O. (ed.). 1979. *Comparative physiology of osmoregulation in animals.* New York: Academic Press.

Naylor, E. 1985. Tidal rhythmic behaviour of marine animals. *Symposium of Society of Experimental Biology* 39:63-93.

Palmer, J. D. 1990. The rhythmic lives of crabs. *Bioscience* 40:352-358.

———. 1996. Time, tide, and living clocks of marine organisms. *American Scientist* 84:570-578.

Schmidt-Neilsen, K. 1997. *Animal physiology: Adaptation and environment,* 5th ed. New York: Cambridge University Press.

Storey, K. B., and J. M. Storey. 1996. Natural freezing survival in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:365-386.

Takahashi, J. S., and M. Hoffman. 1995. Molecular biological clocks. *American Scientist* 83:158-165.

Taylor, C. R. 1972. The desert gazelle: A parody resolved. In G. M. O. Malory, ed. *Comparative physiology of desert animals. Symposium of the Zoological Society of London No. 31.* New York: Academic Press.

Weeks, H. P., Jr., and C. M. Kirkpatrick. 1978. Salt preferences and sodium drive phenology in fox squirrels and woodchuck. *Journal of Mammalogy* 59:531-542.

Weir, J. S. 1972. Spatial distribution of elephants in an African national park in relation to environmental sodium. *Oikos* 23:113.

Capítulo 8 | Patrones de ciclos vitales

Alcock, J. 1995. *Animal behavior: An evolutionary approach,* 4th ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Andersson, M., and Y. Iwasa. 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 11:53-58.

Ashmole, N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103b:458-473.

Bajema, C. J. (ed.). 1984. *Evolution by sexual selection theory. Benchmark Papers in Systemic and Evolutionary Biology.* New York: Scientific and Academic Editions.

Bierzychudek, P. 1982. The demography of Jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* 52:335-351.

Boyce, M. S. 1984. Restitution of *r* and *K* selection as modes of density-dependent natural selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:427-447.

Catchpole, C. K. 1987. Bird song, sexual selection, and female choice. *Trends in Ecology and Evolution* 2:94-97.

Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness, and S. D. Albion. 1982. *Red deer: Behavior and ecology of two sexes.* Chicago: University of Chicago Press.

Cody. M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20:174-184.

Darwin, C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex.* London: Murray.

Eis, S., Garman, E. H., and Ebel, L. F. 1965. Relation between cone production and diameter increment of Douglas fir (*Pseudotsuga*), grand fir (*Aibes grandis*), and wester white pine (*Pinus monticola*). *Canadian Journal of Botany* 43:1553-1559.

Ellstrand, N. C. 1984. Multiple paternity within the fruits of wild radish *Raphanus sativus. American Naturalist* 123:819-828.

Freeman, C. L., K. T. Harper, and E. L. Charnov. 1980. Sex change in plants: Old and new observations and new hypotheses. *Oecologica* 47:222-232.

Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111:1169-1194.

———. 1979. *Plant strategies and vegetative processes.* New York: Wiley.

Gubernich, D. J., and P. H. Klopher (eds.). 1981. *Parental care in mammals.* New York: Plenum.

James, F. 1971. Ordination of habitat relationships among birds. *Wilson Bulletin* 83:215-236.

Johnsgard, P. A. 1994. *Arena birds: Sexual selection and behavior.* Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Jones, M. B. 1978. Aspects of the biology of the big handed crab, *Heterozius rohendifrons,* from Kaikoura, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 5:783-794.

Krebs, J. R., and N. D. Davies. 1981. *An introduction to behavioral ecology.* Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers.* Oxford: Oxford University Press (Clarendon Press).

MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

McGregor, P. K., J. R. Krebs, and C. M. Perrins. 1981. Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (Parus major). *American Naturalist* 118:49-59.

Mennill, D., L. M. Ratcliffe, and P. T. Boag. 2002. Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Science* 296:873.

Petrie, M. 1994. Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature* 371:598-599.

Pianka, E. 1972. *r* and *K* selections or *b* and *d* selection? *American Naturalist* 100:65-75.

Policansky, D. 1982. Sex change in plants and animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:471-495.

Primack, R. B. 1979. Reproductive effort in annual and perennial species of Plantago (*Plantaginaceae*). *American Naturalist* 114:51-62.

Ricklefs, R. 1980. Geographical variation in clutch size in passerine birds: Ashmole's hypothesis. *Auk* 97:38-49.

Shapiro, D. Y. 1980. Serial sex changes after simultaneous removal of males from social groups of coral reef fish. *Science* 209:1136-1137.

Small, M. F. 1992. Female choice in mating. *American Scientist* 80:142-151.

Thornhill, R., and J. Alcock. 1983. *The evolution of insect mating systems.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Warner, R. R. 1988. Sex change and size-advantage model. *Trends in Ecology and Evolution* 3:133-136.

Wasser, S. K. (ed.). 1983. *Social behavior of female vertebrates.* New York: Academic Press.

Wauters, L., and A. A. Dohondt. 1989. Body weight, longevity, and reproductive success in red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *Journal of Animal Ecology* 58:637-651.

Werner, P. A., and W. J. Platt. 1976. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago:Compositae*). *American Naturalist* 110:959-971.

Whitham, T. G. 1980. The theory of habitat selection: Examined and extended using *Pemphigus aphids. American Naturalist* 115:449-466.

Willson, M. F. 1983. *Plant reproductive ecology.* New York: Wiley.

Wilson, E. O. 1980. *Sociobiology: The abridged edition.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Capítulo 9 | Propiedades de las poblaciones

Alexander, M. M. 1958. The place of aging in wildlife management. *American Scientist* 6:123-131.

Begon, M., J. L. Harper, and C. R. Townsend. 1996. *Ecology: Individuals, populations, and communities.* New York: Blackwell Scientific Publishers.

Blower, J. G., L. M. Cook, and J. A. Bishop. 1981. *Estimating the size of animal populations.* London: George Allen & Unwin.

Engle, L. G. 1960. Yellow-poplar seedfall pattern. *Central States Forest Experiment Station Note* 143.

Forman, R. T. T. 1964. Growth under controlled conditions to explain the hierarchical distribution of a moss, *Tetraphis pellucida. Ecological Monographs* 34:1-25.

Krebs, C. 2001. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance,* 5th ed. San Francisco: Benjamin Cummings.

Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology,* 2nd ed. San Francisco: Benjamin Cummings.

Liebhold, A. M., J. A. Halverson, and G. A. Elmes. 1992. Gypsy moth invasion in North America: A quantitative analysis. *Journal of Biogeography* 19:513-520.

MacArthur, R. H., and J. H. Connell. 1966. *The biology of populations.* New York: John Wiley.

Mueller-Dombois, D., and H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology.* New York: Wiley.

Root, T. 1988. Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology* 69:330-339.

Southwood, T. R. E. 1978. *Ecological methods.* London: Chapman and Hall.

Wiens, J. 1973. Pattern and process in grassland bird communities. *Ecological Monographs* 43:247-270.

Capítulo 10 | Crecimiento poblacional

Allee, W. C. 1945. *Animal aggregations. A study in general sociology,* Chicago: University of Chicago Press.

Begon, M., and M. Mortimer. 1995. *Population ecology: A unified study of plants and animals,* 2nd ed. Cambridge, MA: Blackwell Scientific Publications.

Binkley, C. S. and R. S. Miller. 1983. Population characteristics of the whooping crane, *Grus americana. Canadian Journal of Zoology* 61:2768-2776.

Campbell, R. W. 1969. Studies on gypsy moth population dynamics. Pages 29-34 in *Forest insect population dynamics.* USDA Research Paper, NE-125.

Cannon, J. R. 1996. Whooping crane recovery: A case study in public and private cooperation in the conservation of an endangered species. *Conservation Biology* 10:813-821.

Caughley, G. 1977. *Analysis of vertebrate populations.* New York: Wiley.

Gotelli, N. J. 1995. *A primer of ecology.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Hackney, E., and J. B. McGraw. 2001. Experimental demonstration of an Allee effect in American ginseng. *Conservation Biology* 15:129-136.

Harper, J. L. 1977. *The population biology of plants.* London: Academic Press.

Johnston, R. F. 1956. Predation by short-eared owls in a *Salicornia* salt marsh. *Wilson Bulletin* 68:91-102.

Krebs, C. 2001. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance,* 5th ed. San Francisco: Benjamin Cummings.

Lowe, V. P. W. 1969. Population dynamics of red deer (*Cervus elapus* L.) on the Isle of Rhum. *Journal of Animal Ecology* 38:425-457.

MacLulich, D. A. 1937. Fluctuations in the numbers of varying hare (*Lepus americanus*). *University of Toronto Biological Series No.* 43.

Pitelka, F. A. 1957. Some characteristics of microtine cycles in the Arctic. *Proceedings of 18th Biology Colloquium.* Salem: Oregon University Press.

Scharitz, R. R., and J. R. McCormick. 1973. Population dynamics of two competing plant species. *Ecology* 54:723-740.

Scheffer, V. C. 1951. Rise and fall of a reindeer herd. *Scientific Monthly* 73:356-362.

Stephens P. A., W. J. Sutherland, and R. P. Freckleton.1999. What is the allee effect? *Oikos* 87:185-190.

Thornhill, N. W. (ed.). 1993. *The natural history of inbreeding and outbreeding: Theoretical and empirical perspectives.* Chicago: University of Chicago Press.

Capítulo 11 | Regulación intraespecífica de la población

Berteaux, D., and S. Boutin. 2000. Breeding dispersal in female North American red squirrels. *Ecology* 81:1311-1326.

Cahill, J. F. 2000. Investigating the relationship between neighbor root biomass and belowground competition: Field evidence for symmetric competition belowground. *Oikos* 90:311-320.

Chepko-Sade, B. D., and Z. T. Halpin. 1987. *Mammalian dispersal patterns.* Chicago: University of Chicago Press.

Chatworthy, J. N. 1960. *Studies on the nature of competition between closely related species.* D. Phil. thesis, University of Oxford.

Dash, M. C., and A. K. Hota. 1980. Density effects on the survival, growth rate, and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles. *Ecology* 61:1025-1028.

Fery, R. L., and J. Janick. 1971. Response of corn (*Zea mays L.*) to population pressure. *Crop Science* 11:220-224.

Fowler, C. W. 1981. Density dependence as related to life history strategy. *Ecology* 62:602-610.

Gaines, M. S., and L. R. McClenaghan, Jr. 1980. Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:163-169.

Greenwood, P. J., and P. H. Harvey. 1982. The natal and breeding dispersal in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:1-21.

Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetative processes.* New York: Wiley.

Harestad, A. S., and F. L. Bunnell. 1979. Home range and body weight—A reevaluation. *Ecology* 60:389-402.

Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants.* New York: Academic Press.

Jones, W. T. 1989. Dispersal distance and the range of nightly movements of Merriam's kangaroo rats. *Journal of Mammalogy* 20:29-34.

King, A. A., and W. C. Schaffer. 2001. The geometry of a population cycles: A mechanismic model of snowshoe demography. *Ecology* 82:814-830.

Krebs, J., and N. B. Davies (eds.). 1991. *Behavioral ecology: An evolutionary approach,* 3rd ed. Oxford, England: Blackwell Scientific Publications.

Krebs, J. R. 1971. Territory and breeding density in the great tit *Parus major. Ecology* 52:2-22.

Larsen, K. W., and S. Boutin. 1994. Movement, survival, and settlement of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. *Ecology* 75:214-223.

Lett, P. F., R. K. Mohn, and D. F. Gray. 1981. Density-dependent processes and management strategy for the northwest Atlantic harp seal populations. Pages 135-158 in C. W. Fowler and T. D. Smith, eds. *Dynamics of large mammal populations.* New York: Wiley.

Massey, A., and J. D. Vandenbergh. 1980. Puberty delay by a urinary cue from female house mice in feral populations. *Science* 209:821-822.

McCullough, D. R. 1981. Population dynamics of the Yellowstone grizzly. Pages 173-196 in C. W. Fowler and T. D. Smith, eds. *Dynamics of large mammal populations.* New York: Wiley.

Mech, L. D., R. E. McRoberts, R. O. Peterson, and R. E. Page. 1978. Relationship of deer and moose populations to previous winter's snow. *Journal of Animal Ecology* 56:615-627.

Murdoch, W. W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75: 271-287.

Myers, K., C. S. Hale, R. Mykytowycz, and R. L. Hughes. 1971. The effects of varying density and space on sociality and health in animals. Pages 148-187 in A. E. Esser, ed. *Behavior and environment: The use of space by animals and men.* New York: Plenum.

Packard, J. M., and L. D. Mech. 1983. Population regulation in wolves. Pages 151-174 in F. L. Bunnell, D. S. Eastman, and J. M. Peak, eds. *Symposium on natural regulation of wildlife populations.* Moscow, Idaho: University of Idaho.

Searcy, W. A. 1982. The evolutionary effects of mate selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:57-85.

Sinclair, A. R. E. 1977. *The African buffalo: A study of resource limitations of populations.* Chicago: University of Chicago Press.

Smith, R. L. 1963. Some ecological notes on the grasshopper sparrow. *Wilson Bulletin* 75:159-165.

Smith, S. M. 1978. The underworld in a territorial adaptive strategy for floaters. *American Naturalist* 112:570-582.

Turchin, P. 1999. Population regulation: A synthetic view. *Oikos* 84:160-163.

Watkinson, A. R., and A. J. Davy. 1985. Population biology of salt marsh and dune annuals. *Vegetatio* 62:487-497.

Wolff, J. O. 1997. Population regulation in mammals: An evolutionary prespective. *Journal of Animal Ecology* 66:1-13.

Yoda, K., T. Kira, H. Ogawa, and K. Hozumi. 1963. Self thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal Biology* 14:107-129.

Zimen, E. 1981. *The wolf: A species in danger.* New York: Delacourt Press.

Capítulo 12 | Metapoblaciones

den Boer, P. 1981. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia* 50:39-53.

Ehrlich, P., D. Murphy, M. Singer, C. Sherwood, R. White, and I. Brown. 1980. Extinction, reduction, stability and increase: The responses of checkerspot butterfly (*Euphydryas*) populations to the California drought. *Oecologia* 46:101-105.

Ehrlich, P., and D. Murphy. 1987. Conservation lessons from long-term studies of checkerspot butterflies. *Conservation Biology* 1:122-131.

Ehrlich, P., D. Breedlove, and P. Brussard. 1972. Weather and the "regulation" of subalpine populations. *Ecology* 53:243-247.

Hanski, I. 1994. Patch occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 9:131-135.

Hanski, I. 1990. Density dependence, regulation and variability in animal populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society London* 330:141-150.

Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology.* Oxford: Oxford University Press.

Hanski, I., and M. Gilpin (eds.). 1997. *Metapopulation biology: Ecology, genetics and evolution.* London: Academic Press.

Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:17-38.

Hanski, I., and M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:3-16.

Harrison, S., D. Murphy, and P. Ehrlich. 1988. Distribution of the Bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis:* Evidence for a metapopulation model. *American Naturalist* 132:360-382.

Harrison, S., and J. Quinn. 1989. Correlated environments and the persistence of metapopulations. *Oikos* 56:293-298.

Hill, J., C. Thomas, and O. Lewis. 1996. Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by Hesperia comma butterflies: Implications for metapopulation structure. *Journal of Animal Ecology* 65:725-735.

Kindvall, O. 1996. Habitat heterogeneity and survival in a bush cricket metapopulation. *Ecology* 77:207-214.

Kindvall, O., and I. Ahlen. 1992. Geometrical factors and metapopulation dynamics of the bush cricket, *Metrioptera bicolor. Conservation Biology* 6:520-529.

Murphy, D., and R. White. 1984. Rainfall, resources and dispersal in southern populations of *Euphydryas editha. Pan-Pacific Entomologist* 60:350-354.

Peltonen, and I. Hanski. 1991. Patterns of island occupancy explained by colonization and extinction rates in shrews. *Ecology* 72:1698-1708.

Pettersson, B. 1985. Extinction of an isolated population of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in Sweden and its relation to general theories on extinction. *Biological Conservation* 32:335-353.

Pulliam, R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132:652-661.

Schoener, T., and D. Spiller. 1987. High population persistence in a system with high turnover. *Nature* 330:474-477.

Shaffer, M. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31:131-134.

Stacey, P., and M. Taper. 1992. Environmental variation and the persistence of small populations. *Ecological Applications* 2:18-29.

Sutcliffe, O., C. Thomas, T. Yates, and J. Greatorex-Davies. 1997. Correlated extinctions, colonizations and population fluctuations in a highly connected ringlet butterfly metapopulation. *Oecologia* 109:235-241.

Thomas, C., M. Singer, and D. Boughton. 1996. Catastrophic extinction of population sources in a butterfly metapopulation. *American Naturalist* 148:957-975.

Thomas, C., and T. Jones. 1993. Partial recovery of a skipper butterfly (*Hesperia comma*) from population refuges: Lessons for conservation in a fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology* 62:472-481.

Thomas, J. 1983. The ecology and conservation of *Lysandra bellargus* in Britain. *Journal of Applied Ecology* 20:59-83.

Capítulo 13 | Competencia interespecífica

American Naturalist. 1983. Interspecific competition papers. Volume 122, No. 5 (November).

Austin, M. P. 1999. A silent clash of paradigms: Some inconsistencies in community ecology. *Oikos* 86:170-178.

Austin, M. P., R. H. Groves, L. M. F. Fresco, and P. E. Laye. 1986. Relative growth of six thistle species along a nutrient gradient with multispecies competition. *Journal of Ecology* 73:667-684.

Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in changing environments.* New York: Cambridge University Press.

Brown, J. C., O. J. Reichman, and D. W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:210-227.

Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *American Naturalist* 122:661-696.

———. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: A model and evidence from field experiments. Pages 460-490 in M. L. Cody and J. Diamond, eds. *Ecology and evolution of communities.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Darwin, C. 1859. *The origin of species.* Philadelphia: McKay. [Reprinted from 6th London edition.]

Dayan, T., D. Simberloff, E. Tchernov, and Y. Yom-Tov. 1990. Feline canines: Community-wide character displacement among the small cats of Israel. *American Naturalist* 136:39-60.

Dye, P. J., and P. T. Spear. 1982. The effects of bush clearing and rainfall variability on grass yield and composition in southwest Zimbabwe. *Zimbabwe Journal of Agricultural Research* 20:103-118.

Emery, N. C., P. J. Ewanchuk, and M. D. Bertness. 2001. Competition and salt marsh plant zonation: Stress tolerators may be dominant competitors. *Ecology* 82:2471-2485.

Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence.* Baltimore: Williams and Wilkins.

Grace, J. B., and R. G. Wetzel. 1981. Habitat partitioning and competitive displacement in cattails (*Typha*): Experimental field studies. *American Naturalist* 118:463-474.

Grant, P. 1999. *Ecology and evolution of Darwin's finches.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Groves, R. H., and J. D. Williams. 1975. Growth of skeleton weed (*Chondrilla juncea*) as affected by growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum L.*) and infection by Puccinia chondrilla Bubak and Syd. *Australian Journal of Agricultural Research* 26:975-983.

Gurevitch, J. L. 1986. Competition and the local distribution of the grass Stipa neomexicana. *Ecology* 67:46-57.

Gurevitch, J. L., L. Morrow, A. Wallace, and J. J. Walch. 1992. Meta-analysis of competition in field experiments. *American Naturalist* 140:539-572.

Heller, H. C., and D. Gates. 1971. Altitudinal zonation of chipmunks (*Eutamias*): Energy budgets. *Ecology* 52: 424-443.

Lotka, A. J. 1925. *Elements of physical biology.* Baltimore: Williams and Wilkins.

Park, T. 1954. Experimental studies of interspecies competition: 2. Temperature, humidity and competition in two species of Trilobium. *Physiological Zoology* 27:177-238.

Pianka, E. R. 1978. *Evolutionary ecology,* 3rd ed. New York: HarperCollins.

Pickett, S. T. A., and F. A. Bazzaz. 1978. Organization of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient. *Ecology* 59:1248-1255.

Rice, E. L. 1984. *Allelopathy.* 2nd ed. Orlando, FL: Academic Press.

Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122: 240-285.

Tilman, D. M., M. Mattson, and S. Langer. 1981. Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: An experimental test of of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography* 26:1020-1033.

Volterra, V. 1926. Variation and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. Reprinted on pages 409-448 in R. M. Chapman (1931), *Animal Ecology.* New York: McGraw-Hill.

Werner, E. E., and J. D. Hall. 1976. Niche shifts in sunfishes: Experimental evidence and significance. *Science* 191:404-406.

———. 1979. Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfish. *Ecology* 60:256-264.

Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist* 65:590-597.

Capítulo 14 | Depredación

Agrawal, A. A. 2004. Resistance and susceptibility of milkweed to herbivore attack: Consequences of competition, root herbivory, and plant genetic variation. *Ecology* 85:2118-2133.

Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9:129-136.

Cooper, S. M., and N. Owen-Smith. 1986. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologica* 68: 446-455.

Davies, N. B. 1977. Prey selection and social behavior in wagtails (*Aves monticillidae*). *Journal of Animal Ecology* 46:37-57.

Fox, L. R. 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:87-106.

Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Hassell, M. P., and R. M. May. 1974. Aggregation in predator sand insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology* 43:567-594.

Holling, C. S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European sawfly. *Canadian Entomologist* 91:293-320.

———. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs Entomological Society of Canada* 48:1-86.

Irons, D. B., R. G. Anthony, and J. A. Estes. 1986. Foraging strategies of glaucous-winged gulls in a rocky intertidal community. *Ecology* 67:1460-1474.

Jedrzejewski, W., B. Jedrzejewski, and L. Szymura. 1995. Weasel population response, home range, and predation on rodents in a deciduous forest in Poland. *Ecology* 76:179-195.

Keith, L. B., J. R. Cary, O. J. Rongstad, and M. C. Brittingham. 1984. Demography and ecology of a declining snowshoe hare population. *Journal of Wildlife Management* 90:1-43.

Korpimaki, E., and K. Norrdahl. 1991. Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls, and long-eared owls to vole densities. *Ecology* 72:814-826.

Krebs, C. J., R. Boonstra, S. Boutin, and A. R. E. Sinclair. 2001. What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *Bioscience* 51:25-35.

Krebs, J. R., and N. B. Davies (eds.). 1984. *Behavioral ecology: An evolutionary approach,* 2nd ed. Oxford, England: Blackwell Scientific Publications.

Leonard, G. H., M. D. Bertness, and P. O. Yund. 1999. Crab predation, water-borne cues, and inducible defenses in the blue mussel *Mytilus edulis. Ecology* 80:1-14.

Lima, S. L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience* 48:25-34.

Mazncourt, de C., M. Loreau, and U. Dieckmann. 2001. Can the evolution of plant defense lead to plant-herbivore mutualism? *American Naturalist* 158: 109-123.

Mook, L. J. 1963. Birds and the spruce budworm. Pages. 268-291 in R. F. Morris, (ed), The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Memoirs of the Entomological Society of Canada.*

Mooney, H. A., and Gulmon, S. L. 1982. Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *Bioscience* 32:198-206.

Nelson, E. H., C. E. Matthews, and J. A. Roenheim. 2004. Predators reduce prey population growth by inducing change in behavior. *Ecology* 85:1853-1858.

O'Donoghue, M., S. Boutin, C. J. Krebs, G. Zuleta, D. L. Murray, and E. J. Hofer. 1998. Functional response of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Ecology* 79:1193-1208.

Polis, G. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:225-251.

Polis, G., and R. D. Holt. 1992. Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 7:151-154.

Proulx, M., and A. Mazumder. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79:2581-2592.

Relyea, R. A. 2001. The relationship between predation risk and antipredator responses in larval anurans. *Ecology* 82:541-554.

Schnell, D. E. 1976. *Carnivorous plants of the United States and Canada.* Winston-Salem, NC: John F. Blair, Publisher.

Sinclair, A. R. E., C. J. Krebs, J. M. N. Smith, and S. Boutin. 1988. Population biology of snowshoe hares. III: Nutrition, plant secondary compounds, and food limitation. *Journal of Animal Ecology* 57:787-806.

Stephens, D. W., and J. W. Krebs. 1987. *Foraging theory.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Taylor, R. J. 1984. *Predation.* New York: Chapman and Hall.

Van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1-30.

Wajnberg E., X. Fauvergue, and O. Pons. 2000. Patch leaving decision rules and the Marginal Value Theorem: An experimental analysis and a simulation model. *Behavioral Ecology* 11: 577-586.

Wagner, J. D., and D. H. Wise. 1996. Cannibalism regulates densities of young wolf spiders: Evidence from field and laboratory experiments. *Ecology* 77:639-652.

Williams, K., K. G. Smith, and F. M. Stevens. 1993. Emergence of 13-year periodical cicada (*Cicadidae:Magicicada*): Phenology, mortality, and predator satiation. *Ecology* 74:1143-1152.

Capítulo 15 | Parasitismo y mutualismo

Addicott, J. F. 1986. Variations in the costs and benefits of mutualism: The interaction between yucca and yucca moths. *Oeocologica* 70:486-494.

Anderson, R. C. 1963. The incidence, development, and experimental transmission of *Pneumostrongylus tenuis* Dougherty (*Metastrongyloidae: Protostrongyliidae*) of the menges of the white-tailed deer (*Odocoilus virginianus borealis*) in Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 41:775-792.

Anderson, R. C., and A. K. Prestwood. 1981. Lungworms. In W. R. Davidson, ed. *Diseases and parasites of white-tailed deer.* Miscellaneous Publication No. 7. Tallahassee, FL: Tall Timbers Research Station.

Bacon, P. J. 1985. *Population dynamics of rabies in wildlife.* New York: Academic Press.

Ball, D. M., J. F. Pedersen, and G. D. Lacefield. 1993. The tall fesque endophyte. *American Scientist* 81:370-379.

Barbour, A. G., and D. Fish. 1993. The biological and social phenomenon of Lyme disease. *Science* 260:1610-1616.

Barrett, J. A. 1983. Plant-fungus symbioses. In D. Futuyma and M. Slakin, eds. *Coevolution.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Barth, F. G. 1991. *Insects and flowers: The biology of a partnership.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Beattie, A. J., and D. C. Culver. 1981. The guild of myrmecohores in the herbaceous flora and West Virginia forests. *Ecology* 62:107-115.

Bentley, B. L. 1977. Extrafloral nectarines and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:407-427.

Blount, J. D., Metcalfe, N. B., Birkhead, T. R., and Surai, P. F. 2003. Carotenoid modulation of immune function and sexual attractiveness in zebra finches. *Science* 300: 125-127.

Boucher, D. H. (ed.). 1985. *The biology of mutualism.* Oxford, England: Oxford University Press.

Boucher, D. H., S. James, and H. D. Keller. 1982. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:315-347.

Burdon, J. J. 1987. *Diseases and plant population biology.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Buskirk, J. V., and R. S. Ostfeld. 1995. Controlling Lyme disease by modifying the density and species composition of tick hosts. *Ecological Applications* 5:1133-1140.

Clay, K. 1988. Fungal endophytes of grasses: A defensive mutualism between plants and fungi. *Ecology* 60:10-16.

———. 1990. Fungal endophytes of grasses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:275-297.

Croll, N. A. 1966. *Ecology of parasites.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Dobson, A. P., and E. R. Carper. 1996. Infectious diseases and human population history. *Bioscience* 46:115-125.

Doebler, S. A. 2000. The rise and fall of the honeybee. *Bioscience* 50:738-732.

Edwards, M. A., and U. McDonald. 1982. *Animal diseases in relation to animal conservation.* New York: Academic Press.

Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination. Pages 282-310 in D. Futuyma and M. Slatkin, eds. *Coevolution.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Fenner, F., and F. N. Ratcliffe. 1965. *Myxamatosis.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Futuyma, D. J., and M. Slatkin (eds.). 1983. *Coevolution.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Garnett, G. P., and E. C. Holmes. 1996. The ecology of emergent infectious disease. *Bioscience* 46:127-135.

Grenfell, B. T. 1988. Gastrointestinal nematode parasites and the stability and productivity of intensive ruminal grazing systems. Philosophical Transactions Royal Society, London. *British Biological Science* 321:541-563.

Hamilton, W. D., and M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science* 218:384-387.

Hanzawa, F. M., A. J. Beattie, and D. C. Culvar. 1988. Directed dispersal: Demographic analysis of an ant-seed mutualism. *American Naturalist* 131:1-13.

Harley, J. L., and S. E. Smith. *The biology of mycorrhizae.* London: Academic Press.

Heithaus, E. R. 1981. Seed predation by rodents on three ant-dispersed plants. *Ecology* 63:136-145.

Hocking, B. 1975. Ant-plant mutualism: Evolution and energy. Pages 78-90 in L. E. Gilbert and P. H. Raven, eds. *Coevolution of animals and plants.* Austin: University of Texas Press.

Holmes, J. 1983. Evolutionary relationships between parasitioc helminths and their hosts. In D. J. Futuyma and M. Slakin, eds. *Coevolution.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Hougen-Eitzman, D., and M. D. Rausher. 1994. Interactions between herbivorous insects and plant-insect coevolution. *American Naturalist* 143:677-697.

Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pages 123-190 in D. R. Murra, ed. *Seed dispersal.* Sydney: Academic Press.

Howe, H. F., and L. C. Westley. 1988. *Ecological relationships of plants and animals.* New York: Oxford University Press.

Hutchins, H. E. 1994. Role of various animals in the dispersal and establishment of white-barked pine in the Rocky Mountains, USA. Pages 163-171 in W. C. Schmidt and F-K. Holtmeier comps. 1994. Proceedings—International workshop on subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge; 1992 September 5-11; St. Moritz, Switzerland. *General Technical Report INT-GTR-309,* Ogden, UT: USDA Forest Service, Intermountain Research Station.

Iowa, K., and M. D. Rausher. 1997. Evolution of plant resistance to multiple herbivores: Quantifying diffuse evolution. *American Naturalist* 149:316-335.

Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20:249-275.

Korstian, C. F., and P. W. Stickel. 1927. The natural replacement of blight-killed chestnut. *USDA Miscellaneous Circular* 100. Washington, DC: U.S. Government Printing Office.

Lafferty, K. D., and A. K. Morris. 1996. Altered behavior of parasitized killifish increases susceptibility to predation by bird final hosts. *Ecology* 77:1390-1397.

Lindstrom, E. R., et al. 1994. Disease reveals the predator: Sarcoptic mange, red fox predation, and prey populations. *Ecology* 74:1041-1049.

Margulis, L. 1982. *Early life.* Boston: Science Books International.

———. 1998. *Symbiotic planet.* New York: Basic Books.

Maser, C., J. M. Trappe, and R. A. Nussbaum. 1978. Fungal-small mammal interrelationship with emphasis on Oregon coniferous forests. *Ecology* 59:799-809.

Mattes, H. 1994. Coevolutional aspects of stone pines and nutcrackers. Pages 31-35 in W. C. Schmidt and F-K. Holtmeier comps. 1994. Proceedings-International workshop on subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge; 1992 September 5-11; St. Moritz, Switzerland. *General Technical Report INT-GTR-309,* Ogden, UT: USDA Forest Service, Intermountain Research Station.

May, R. M. 1983. Parasitic infections as regulators of animal populations. *American Scientist* 71:36-45.

May, R. M., and R. M. Anderson. 1979. Population biology of infective diseases: Part II. *Nature* 280:455-461.

McNeill, W. H. 1976. *Plagues and peoples.* New York: Doubleday.

Moore, J. 1995. The behavior of parasitized animals. *Bioscience* 45:89-96.

Muscatine, L., and J. W. Porter. 1977. Reef corals: Mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments. *Bioscience* 27:454-460.

Ostfeld, R. S. 1997. The ecology of Lyme disease risk. *American Scientist* 85:338-346.

Randolph, S. E. 1975. Patterns of the distribution of the tick Ioxodes trianguliceps birula on its host. *Journal of Animal Ecology* 44:451-474.

Real, L. A. (ed.). 1983. *Pollination biology.* Orlando, FL: Academic Press.

———. 1996. Sustainability and the ecology of infectious disease. *Bioscience* 46:88-97.

Schall, J. J. 1983. Lizard malaria: Cost to vertebrate host's reproductive success. *Parasitology* 87:1-6.

Sheldon, B. C., and S. Verhulst. 1996. Ecological immunity: Costly parasite defenses and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 11:317-321.

Spielman, A., M. I. Wilson, J. F. Levine, and J. Piesman. 1985. Ecology of Ixodes domini-borne human babesiosis and Lyme disease. *Annual Review of Entomology* 30:439-460.

Tomback, D. F. 1994. Ecological relationship between Clark's nutcracker and four wingless-seed Strobus pines of western North America. Pages 221-224 in W. C. Schmidt and F-K. Holtmeier, comps. 1994. Proceedings-International workshop on subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge; 1992 September 5-11; St. Moritz, Switzerland. *General Technical Report INT-GTR-309,* Ogden, UT: USDA Forest Service, Intermountain Research Station.

Tomback, D. F. 1982. Dispersal of white-barked pine seeds by Clark's nutcracker: a mutualism hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 51:451-457.

Tomback, D. F. and Y. B. Linhart. 1990. The evolution of bird-dispersed pines. *Evolutionary Ecology* 4:185-219.

Wakelin, D. 1997. Parasites and the immune system. *Bioscience* 47:32-40.

Warner, R. E. 1968.The role of introduced diseases in the extinction of endemic Hawaiian avifauna. *Condor* 70:101-120.

Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: The new synthesis.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Woodard, T. N., R. J. Gutierrez, and W. H. Rutherford. 1974. Bighorn lamb production, survival and mortality in south-central Colorado. *Journal of Wildlife Management* 28:381-391.

Zuk, M. 1991. Parasites and bright birds: New data and new predictions. Pages 317-327 in J. E. Loge and M. Zuk, eds. *Bird-parasite interactions.* Oxford: Oxford University Press.

Capítulo 16 | Estructura de las comunidades

Anderson, S., and H. H. Shugart. 1974. Avian community analyses of Walker Branch Watershed. *ORNL Publication No.* 623. Oak Ridge, TN: Environmental Sciences Division, Oak Ridge National Laboratory.

Braun, E. L. 1950. *Deciduous forests of eastern North America.* New York: McGraw-Hill.

Clements, F. E. 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 242.

Estes, J., M. Tinker, T. Williams, and D, Doak. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282:473-476.

Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin Torrey Botanical Club* 53:1-20.

Morin, P. J. 1999. *Community ecology.* Oxford, England: Blackwell Science, Inc.

Pimm, S. L. 1982. *Food webs.* New York: Chapman & Hall.

Power, M. E., D. Tilman, J. Estes, B. Menge, W. Bond, L. Mills, G. Daily, J. Castilla, J. Lubchenco, and R. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *Bioscience* 46:609-620.

Shannon, C. E., and W. Wiener. 1963. *The mathematical theory of communications.* Urbana: University of Illinois Press.

Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163:688.

Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26:1-80.

Capítulo 17 | Factores que influyen en la estructura de las comunidades

Bazzaz, F. A. and J. L. Harper. 1976. Relationship between plant weight and numbers in mixed populations of *Sinapis arvensis* (L.) Rabenh. and *Lepidium sativum* L. *Journal of Applied Ecology* 13: 211-216.

Berger, J., P. B. Stacey, L. Bellis, and M. P. Johnson. A mammalian predator-prey imbalance: Grizzly bear and wolf extinction affect avian neotropical migrants. *Ecological Applications* 11:947-960.

Cahill, J. F. 1999. Fertilization effects on interactions between above- and belowground competition in an old field. *Ecology* 80:466-480.

Cohen, J. E. 1989. Food webs and community structure. Pages 181-202 in J. Roughgarden, R. May, and S. Levin eds. *Perspectives in ecological theory.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Dodd, M. Silvertown, J., McConway, K., Potts, J., and Crawley, M. (1994) Biomass stability in the plant communities of the Park Grass Experiment: The influence of species richness, soil pH and biomass. *Philosophical Transactions of the Royal Society* B.346: 185-193.

Dodson, S. I. 1970. Complementary feeding niches sustained by size-selective predation. *Limnology and Oceanography* 15:131-137.

Ehrlich, P. R., and A. Ehrlich. 1981. *Extinction.* New York: Random House.

Emery, N. C., P. J. Ewanchuk, and M. D. Bertness. 2001. Competition and salt marsh plant zonation: Stress tolerators may be dominant competitors. *Ecology* 82:2471-2485.

Fowler, N. L. 1981. Competition and coexistence in a North Carolina grassland II: The effects of the experimental removal of species. *Journal of Ecology* 69:843-854.

Gotelli, N. J., and G. R. Graves. 1996. *Null models in ecology.* Herndon, VA: Smithsonian Institution.

Gotelli, N. J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography* 10: 337-343.

Hairston, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94:421-425.

Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12: 197-229.

Huston, M. A. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Coasta Rican forests. *Journal of Biogeography* 7:147-157.

Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81-101.

Krebs, C. 2001. *Ecology,* 5th ed. San Francisco: Benjamin Cummings.

Krebs, C. J., S. Boutin, R. Boonstra, A. R. E. Sinclair, J. N. M. Smith, M. R. T. Dale, K. Martin, and R. Turkington. 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science* 269:1112-1115.

Krebs, C. J., S. Boutin, and R. Boonstra (eds.). 2001. *Vertebrate community dynamics in the Kluane Boreal Forest.* Oxford: Oxford University Press.

MacArthur, R. H., and J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.

Pimm, S. L. 1982. *Food webs.* New York: Chapman & Hall.

Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.

———. 1969. The Pisaster-Tegula interaction: Prey patches, predator food preference and intertidal community structure. *Ecology* 50:950-961.

Power, M. E., M. J. Matthews, and A. J. Stewart. 1985. Grazing minnows, piscivorous bass, and stream algae: Dynamics of a strong interaction. *Ecology* 66:1448-1456.

Ricklefs, R. E., and D. Schluter (eds.). 1993. *Ecological communities: Historical and geographical perspectives.* Chicago: University of Chicago Press.

Robertson, G. P., M. A. Huston, F. C. Evans, and J. M. Tiedje. 1988. Spatial variability in a successional plant community: Patterns of nitrogen availability. *Ecology* 69:1517-1524.

Silvertown, J., Dodd, M., McConway, K., Potts, J., and Crawley, M. 1994. Rainfall, biomass variation, and community composition in the Park Grass Experiment. *Ecology* 75:2430-2437.

Smith, T. M., and M. Huston. 1987. A theory of spatial and emporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 3:49-69.

Smith, T. M., F. I. Woodward, and H. H. Shugart, (eds.). 1996. *Plant functional types: Their relevance to ecosystem properties and global change.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6:18-23.

Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 23:41-78.

———. 1975. *Communities and ecosystems.* New York: Macmillan.

Capítulo 18 | Dinámica de las comunidades

Austin, M. P., and T. M. Smith. 1989. A new model of the continuum concept. *Vegetatio* 83:35-47.

Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371.

Billings, W. D. 1938. The structure and development of oldfield shortleaf pine stands and certain associated physical properties of the soil. *Ecological Monographs* 8:437-499.

Bormann, F., and G. E. Likens. 1979. *Patterns and process in forested ecosystems.* New York: Springer-Verlag.

Clements, F. E. 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 242.

———. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24:252-284.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.

Connell, J. H., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.

Cowles, H. C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette* 27:95-117, 167-202, 281-308, 361-391.

Crocker, R. L., and J. Major. 1955. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. *Journal of Ecology* 43:427-488.

Davis, M. B. 1983. Holocene vegetational history of the eastern United States. Pages 166-188 in H. E. Wright, Jr., ed. *Late quarternary environments of the United States.* Vol. II, The Holocene. Minneapolis: University of Minnesota Press.

Delcourt, P. A., and H. R. Delcourt. 1981. Vegetation maps for eastern North America, 40,000 yr BP to present. Pages 123-166 in R. Romans, ed. *Geobotany.* New York: Plenum Press.

Duggins, D. O. 1980. Kelp bebs and sea otters: An experimental approach. *Ecology* 61:447-453.

Egler, F. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetatio* 14:412-417.

Golley, F. (ed.). 1978. *Ecological succession. Benchmark Papers.* Stroudsburg, PA: Dowden, Hutchinson, and Ross.

Hobbie, E. A. 1994. *Nitrogen cycling during succession in Glacier Bay Alaska.* Masters Thesis. Unversity of Virginia.

Huston, M. A. 1994. *Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes.* New York: Cambridge University Press.

Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81-101.

Huston, M., and T. M. Smith. 1987. Plant succession: Life history and competition. *American Naturalist* 130:168-198.

Maser, C., and J. M. Trappe (eds.). 1984. The seen and unseen world of the fallen tree. *USDA Forest Service General Technical Report PNW-164.*

Olson, J. S. 1958. Rates of succession and soil changes in southern Lake Michigan sand dunes. *Botanical Gazette* 119:125-170.

Oosting, H. J. 1942. An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina. *American Midland Naturalist* 28:1-26.

Pastor, J., R. J. Naiman, B. Dewey, and P. McInnes. 1988. Moose, microbes, and boreal forest. *Bioscience* 38:770-777.

Smith, R. L. 1959. Conifer plantations as wildlife habitat. *New York Fish and Game Journal* 5:101-132.

Sousa, W. P. 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: The nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60:1225-1239.

———. 1984. Intertidal mosaics: Patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology* 65:1918-1935.

Sprugle, D. G. 1976. Dynamic structure of wave-generated Abies balsamea forests in northeastern United States. *Journal of Ecology* 64:889-911.

Warming, J. E. B. 1909. *Oecology of plants.* Oxford: Oxford University Press.

Watts, M. T. 1976. *Reading the American landscape.* New York: Macmillan.

West, D. C., H. H. Shugart, and D. B. Botkin (eds.). 1981. *Forest succession: Concepts and application.* New York: Springer-Verlag.

Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26:1-80.

Whittaker, R. H., and G. M. Woodwell. 1968. Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven forest, New York. *Ecology* 56:1-25.

———. 1969. Structure and function, production, and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. *Journal of Ecology* 57:155-174.

Williams, M. 1989. *Americans and their forests: A historical geography.* Oxford, England: Oxford University Press.

Zieman, J. C. 1982. The ecology of seagrasses in south Florida: A community profile. *U.S. Fish and Wildlife Service FWS/OBS-82/25.*

Capítulo 19 | Ecología del paisaje

Aber, J. D., and J. M. Melillo. 1991. *Terrestrial ecosystems.* Philadelphia: Saunders College Publishing.

Bormann, F. H., and G. E. Likens. 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem.* New York: Springer-Verlag.

Brown, J. H., and A. Kodrich-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology* 58:445-449.

Chepko-Sade, B. D., and Z. T. Halpin (eds.). 1987. *Mammalian dispersal patterns: The effect of social structure on population genetics.* Chicago: University of Chicago Press.

Christensen, N. L. 1977. Fire and soil-plant nutrient relations in a pine-wiregrass savanna on the coastal plain of North Carolina. *Oecologia* 31:27-44.

Curtis, J. T. 1959. *The vegetation of Wisconsin.* Madison, WI: University of Wisconsin.

Delcourt, H. R. 1987. The impact of prehistoric agriculture and land occupation on natural vegetation. *Trends in Ecology and Evolution* 2:39-44.

Fahrig, L., and G. Merriam. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8:50-59.

Forman, R. T. T. 1995. *Land mosaics: The ecology of landscapes and regions.* New York: Cambridge University Press.

Forman, R. T. T., and M. Gordon. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience* 31:733-740.

Frankel, O. H., and M. E. Soule. 1981. *Conservation and evolution.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Freemark, K. E., and H. G. Merriam. 1986. Importance of area and habitat heterogenity to bird assemblages in temperate forest fragements. *Biological Conservation* 36:115-141.

Galli, A. E., C. F. Leck, and R. T. T. Forman. 1976. Avian distribution patterns in forest islands of different sizes in central New Jersey. *Auk* 93:356-364.

Gray, J. T., and W. H. Schlesinger. 1981. Nutrient cycling in mediterranean-type ecosystems. In P. C. Miller, ed. *Resource use by chaparral and matorral.* New York: Springer-Verlag.

Guthery, F. S., and R. L. Bingham. 1992. On Leopold's principle of edge. *Wildlife Society Bulletin* 20:340-344.

Hanski, I. A., and M. E. Gilpin (eds.). 1997. *Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution.* San Diego: Academic Press.

Harris, L. D. 1984. *The fragmented forest.* Chicago: University of Chicago Press.

———. 1988. Edge effects and the conservation of biological diversity. *Conservation Biology* 2:212-215.

Heinselman, M. L. 1973. Fire in the virgin forest of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quarternary Research* 3:329-382.

Heinselman, M. L., and T. M. Casey. 1981a. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. Pages 374-405 in D. E. West, H. H. Shugart, and D. B. Botkin, eds. *Forest succession: Concepts and applications.* New York: Springer-Verlag.

Johnson, H. B. 1976. *Order upon the land.* Oxford: Oxford University Press.

Kerbes, R. H., P. M. Kotanen, and R. L. Jeffries. 1990. Destruction of wetland habitats by lesser snow geese: A keystone species on the west coast of Hudson Bay. *Journal of Applied Ecology* 27: 242-258.

Leopold, A. 1933. *Game management.* New York: Scribner.

Levenson, J. B. 1981. Woodlots as biogeographic islands in southeastern Wisconsin. Pages 13-39 in R. L. Burgess and D. M. Sharpe, eds. *Forest island dynamics in man-dominated landscapes.* New York: Springer-Verlag.

MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton, NJ: Princeton University Press.

Marquis, D. A. 1974. The impact of deer browsing on Allegheny hardwood regeneration. *USDA Forest Service Research Paper* NE-308.

———. 1981. Effect of deer browsing on timber production in Allegheny hardwood forests of northwestern Pennsylvania. *USDA Forest Service Research Paper* NE-475.

Mooney, H. A., et al. (eds.). 1981. Proceedings: Symposia on fire regimes and ecosystem properties. *General Technical Report WO-26*. Washington, DC: USDA Forest Service.

Naiman, R. J., J. M. Melillo, and J. E. Hobbie. 1986. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology* 67:1254-1269.

Preston, F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43:185-215, 410-432

Ranney, J. W. 1977. Forest island edges—Their structure, development, and importance to regional forest ecosysem dynamics. *EDFB/IBP Cont. No.* 77/1, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, TN.

Ranney, J. W., M. C. Brunner, and J. B. Levenson. 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest lands. Pages 67-91 in R. L. Burgess and D. M. Sharpe, eds. *Forest island dynamics in man-dominated landscapes* (Ecological Studies No. 41). New York: Springer-Verlag.

Robbins, C. S., D. K. Dawson, and B. A. Dowell. 1989. Habitat area requirements of breeding forest birds of the Middle Atlantic States. *Wildlife Monographs* 103.

Romme, W. H., and D. H. Knight. 1982. Landscape diversity: The concept applied to Yellowstone Park. *Bioscience* 32:664-670.

Rosenberg, D. K., B. R. Noon, and E. C. Meslow. 1997. Biological corridors: Forms, function and efficiency. *Bioscience* 47:677-687.

Runkle, J. R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. Pages 17-34 in S. T. A. Pickett and P. S. White, eds. *Ecology of natural disturbance and patch dynamics.* Orlando: Academic Press.

Schonewald-Cox, C. M., S. M. Chambers, B. MacBryde, and W. L. Thomas (eds.). 1983. *Genetics and conservation.* Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.

Schwartz, M. W. 1997. *Conservation in highly fragmented landscapes.* New York: Chapman & Hall.

Simberloff, D. S. 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:161-182.

Simberloff, D. S., and E. O Wilson. 1969. Experimental zoogeography of islands. The colonization of empty islands. *Ecology* 50:278-296.

Temple, S. A. 1986. Predicting impacts of habitat fragmentation on forest birds: A comparison of two models. Pages 301-304 in J. Verner, M. L. Morrison, and C. T. Ralph, eds. *Wildlife 2000: Modeling habitat relations of terrestrial vertebrates.* Madison, WI: University of Wisconsin Press.

Thomas, J. W., R. G. Anderson, C. Master, and E. L. Bull. 1979. Snags. Pages 60-77 in J. W. Thomas, ed. Wildlife habitats in managed forests (The Blue Mountains of Oregon and Washington), *USDA Forest Service Agricultural Handbook No.* 553.

Turner, M. 1989. Landscape ecology: The effects of pattern and process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:171-197.

———. 1998. Landscape ecology. In S. I. Dodson, T. F. H. Allen, S. R. Carpenter, A. R. Ives, R. L. Jeanne, J. F. Kitchell, N. E. Langston, and M. G. Turner. *Ecology.* Oxford: Oxford University Press.

Urban, D., R. V. O'Neill, and H. H. Shugart. 1987. Landscape ecology. *Bioscience* 37:119-127.

Walker, B. 1989. Diversity and stability in ecosystem conservation. Pages 125-130 in D. Western and M. C. Pearl, eds. *Conservation for the twenty-first century.* New York: Oxford.

Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22.

Whitcomb, R. E., J. F. Lynch, M. K. Klimkiewicz, C. S. Robbins, B. L. Whitcomb, and D. Bystrak. 1981. *Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest*. pg. 125-205. In Forest island dynamics in man-dominated landscapes. R. L. Burgess and D. M. Sharpe, eds. Springer-Verlag, NY.

Capítulo 20 | Energética del ecosistema

Aber, J. D., and J. M. Melillo. 1991. *Terrestrial ecosystems.* Philadelphia: Saunders College Publishing.

Anderson, J. M., and A. MacFadyen (eds.). 1976. *The role of terrestrial and aquatic organisms in the decomposition process. Seventeenth Symposium, British Ecological Society.* Oxford, England: Blackwell Scientific Publications.

Andrews, R. D., D. C. Coleman, J. E. Ellis, and J. S. Singh. 1975. Energy flow relationships in a shortgrass prairie ecosystem. Pages 22-28 in *Proceedings 1st International Congress of Ecology.* The Hague: W. Junk Publishers.

Begon, M., J. L. Harper, and C. R. Townsend. 1996. *Ecology: Individuals, populations, and communities.* New York: Blackwell Scientific Publishers.

Brylinsky, M., and K. H. Mann.1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnology and Oceanography* 18:1-14.

Brylinsky, M. 1980. Estimating the productivity of lakes and reservoirs. Pages 411-418 in E. D. Le Cren and R. H. Lowe-McConnell, eds. The functioning of freshwater ecosystems. *International Biological Programme No.* 22. Cambridge, England: Cambridge University Press.

Coe, M. J., D. H. Cummings, and J. Phillipson. 1976. Biomass and production of large African herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologica* 22:341-354.

Cooper, J. P. 1975. *Photosynthesis and productivity in different environments.* New York: Cambridge University Press.

Cowan, R. L. 1962. Physiology of nutrition of deer. Pages 1-8 in *Proceedings 1st National White-tailed Deer Disease Symposium.*

Cry, H., and M. L. Pace. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* 361:148-150.

DeAngelis, D. L., R. H. Gardner, and H. H. Shugart. 1980. Productivity of forest ecosystems studies during the IBP: The woodlands data set. In D. E. Reichle, ed. Dynamic properties of forest ecosystems. *International Biological Programme* 23. Cambridge, England: Cambridge University Press.

Dillon, P. J., and F. H. Rigler. 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnology and Oceanography* 19:767-773.

Downing, J. A., C. W. Osenberg, and O. Sarnelle. 1999. Meta-analysis of marine nutrient-enrichment experiments: Systematic variation in the magnitude of nutrient limitation. *Ecology* 80:1157-1167.

Elton, C. 1927. *Animal ecology.* London: Sidgwick & Jackson.

Gates, D. M. 1985. *Energy and ecology.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Golley, F. B., and H. Leith. 1972. Basis of organic production in the tropics. Pages 1-26 in P. M. Golley and F. H. Golley, eds. *Tropical ecology with an emphasis on organic production.* Athens: University of Georgia Press.

Gower, S. T., R. E. McMurtie, and D. Murty. 1996. Aboveground net primary productivity declines with stand age: Potential causes. *Trends in Ecology and Evolution* 11:378-383.

Hairston, N. J. Jr., and N. G. Hairston Sr. 1993. Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. *American Naturalist* 143:379-411.

Imhoff, M., L. Bounoua, T. Ricketts, C. Loucks, R. Harriss, and W.T. Lawrence. 2004. Global patterns in human consumption of net primary productivity. *Nature* 439:370-373.

Leith, H. 1973. Primary production: Terrestrial ecosystems. *Human Ecology* 1:303-332.

———. 1975. Primary productivity in ecosystems: Comparative analysis of global patterns. Pages 67-88 in W. H. van Dobben and R. H. Lowe-McConnell, eds. *Unifying concepts in ecology.* The Hague: Junk.

Leith, H., and R. H. Whittaker (eds.). 1975. Primary productivity in the biosphere. *Ecological Studies* Vol. 14. New York: Springer-Verlag.

MacArthur, R. H., and J. H. Connell. 1966. *The biology of populations.* New York: Wiley.

McNaughton, S. J., M. Oesterheid, D. A. Frank, and K. J. Williams. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341:142-144.

National Academy of Science. 1975. *Productivity of world ecosystems.* Washington, DC: National Academy of Science.

Odum, E. P. 1983. *Basic Ecology.* Philadelphia: Saunders.

Pastor, J., J. D. Aber, C. A. McClaugherty, and J. M. Melillo. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology* 65:256-268.

Pauly, D., and V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374:255-257.

Petrusewicz, K. (ed.). 1967. *Secondary productivity of terrestrial ecosystems.* Warsaw, Poland: Pantsworve Wydawnictwo Naukowe.

Phillipson, J. J. 1966. *Ecological energetics.* New York: St. Martin's Press.

Reich, P. B., D. A. Peterson, K. Wrage, and D. Wedin. 2001. Fire and vegetation effects on productivity and nitrogen cycling across a forest-grassland continuum. *Ecology* 82:1703-1719.

Reichle, D. E. *Analysis of temperate forest ecosystems.* New York: Springer-Verlag.

———. (ed.). 1981. *Dynamic properties of forest ecosystems.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Ryan, M. G., D. Binkley, and J. H. Fownes. 1997. Age-related decline in forest productivity: Pattern and process. *Advances in Ecological Research* 27:213-262.

Schindler, D. W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science* 195:260-262.

———. 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters. *Limnology and Oceanography* 23:478-486.

Transeau, E. N. 1926. The accumulation of energy by plants. *Ohio Journal of Science* 26:1-10.

Whittaker, R. H., and G. E. Likens. 1973. Carbon in the biota. In G. M. Woodwell and E. V. Pecan, eds. *Carbon and the biosphere conference* 72501. Springfield, VA: National Technical Information Service.

Wiegert, R. C. (ed.). 1976. *Ecological energetics. Benchmark Papers.* Stroudsburg, PA: Dowden, Hutchinson, and Ross. Collection of papers surveying the development of the concept.

Capítulo 21 | Descomposición y circulación de nutrientes

Aber, J., and J. Melillo. 1982. Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Canadian Journal of Botany* 60:2263-2269.

———. 1991. *Terrestrial ecosystems.* Philadelphia: Saunders College Publishing.

Anderson, J. M., and A. MacFadyen (eds.). 1976. The role of terrestrial and aquatic organisms in the decomposition process. *Seventeenth Symposium, British Ecological Society.* Oxford, England: Blackwell Scientific Publications.

Austin, A. T., and P. M. Vitousek. 2000. Precipitation, decomposition and litter decomposability of Metrosideros polymorpha in native forests in Hawaii. *Journal of Ecology* 88:129-138.

Beare, M. H., R. W. Parmelee, P. F. Hendrix, W. Cheng, D. C. Coleman, and D. A. Crossley. 1992. Microbial and fungal interactions and effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystems. *Ecological Monographs* 62:569-591.

Chapin, F. S. 1990. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260.

Correll, D. L. 1978. Estuarine productivity. *Bioscience* 28:646-650.

Fenchel, T. 1988. Marine plankton food chains. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:19-38.

Fenchel, T., and T. H. Blackburn. 1979. *Bacteria and mineral cycling.* London: Academic Press.

Fenchel, T., and P. Harrison. 1976. The significance of bacterial grazing and mineral cycling for the decomposition of particulate detritus. Pages 285-321 in J. M. Anderson and A. MacFayden, eds. *The role of terrestrial and aquatic organisms in the decomposition process.* New York: Blackwell.

Fletcher, M., G. R. Gray, and J. G. Jones. 1987. *Ecology of microbial communities.* New York: Cambridge University Press.

Klap, V., P. Louchouarn, J. J. Boon, M. A. Hemminga, and J. van Soelen. 1999. Decomposition dynamics of six salt marsh halophytes as determined by cupric oxide oxidation and direct temperature-resolved mass spectrometry. *Limnology and Oceanography* 44:1458-1476.

Likens, G. E., and F. H. Bormann. 1974. Linkages between terrestrial and aquatic ecosystems. *Bioscience* 24(8):447-456.

Lovelock, J. 1979. *GAIA: A new look at life on Earth.* Oxford: Oxford University Press.

Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of decomposition. *Ecology* 59:465-472.

Melillo, J., J. Aber, and J. Muratore. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63:621-626.

Mudrick, D., M. Hoosein, R. Hicks, and E. Townsend. 1994. Decomposition of leaf litter in an Appalachian forest: Effects of leaf species, aspect, slope position and time. *Forest Ecology and Management* 68:231-250.

Newbold, J. D., R. V. O'Neill, J. W. Elwood, and W. Van Winkle. 1982. Nutrient spiraling in streams: Implications for nutrient and invertebrate activity. *American Naturalist* 20:628-652.

Nybakken, J. W. 1988. *Marine biology: An ecological approach,* 2nd ed. New York: Harper and Row.

Odum, W. E., and M. A. Haywood. 1978. Decomposition of intertidal freshwater marsh plants. Pages 89-97 in R. E. Good, D. F. Whigham, and R. L. Simpson, eds. *Freshwater wetlands.* New York: Academic Press.

Pastor, J., J. D. Aber, C. A. McClaugherty, and J. M. Melillo. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitro-

gen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology* 65:256-268.

Smith, T. M. 2005. Spatial variation in leaf-litter production and decomposition within a temperate forest: The influence of species composition and diversity. *Journal of Ecology.* In review.

Staff, H., and B. Berg. 1982. Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. II. *Canadian Journal of Botany* 60:1516-1568.

Swift, M. J., O. W. Heal, and J. M. Anderson. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems.* Berkeley: University of California Press.

Valiela, I. 1984. *Marine ecological processes.* New York: Springer-Verlag.

Whitkamp, M., and M. L. Frank. 1969. Evolution of carbon dioxide from litter, humus and subsoil of a pine stand. *Pedobiologia* 9:358-365.

Vitousek, P. M., S. W. Andariese, P. A. Matson, L. Morris, and R. L. Sanford. 1992. Effects of harvest intensity, site preparation, and herbicide use on soil nitrogen transformations in a young loblolly pine plantation. *Forest Ecology and Management* 49:277-292.

Webster, J. R. 1975. *Analysis of potassium and calcium dynamics in stream ecosystems on three Appalachian watersheds of contrasting vegetation.* Ph.D. thesis, Athens, GA: University of Georgia.

Webster, J. R., D. J. D'angelo, and G. T. Peters. 1991. Nitrate and phosphate uptake in streams at Coweeta Hydrological Laboratory. Vehn. *Internationale Verein Limnologie* 24:1681-1686.

Witherspoon, J. P. 1964. Cycling of cesium-134 in white oak trees. *Ecological Monographs* 34:403-420.

Capítulo 22 | Ciclos biogeoquímicos

Aber, J. D., K. N. Nadelhoffer, P. Steudler, and J. M. Melillo. 1989. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience* 39:378-386.

Aber, J. D. and A. H. Magill. 2004. Chronic nitrogen additions at the Harvard Forest: The first fifteen years of a nitrogen saturation experiment. *Forest Ecology and Management* 196:1-6.

Alexander, M. (ed.). 1980. *Biological nitrogen fixation.* New York: Plenum.

Binkley, D., C. T. Driscoll, H. L. Allen, P. Schoeneberger, and D. McAvoy. 1989. *Acidic deposition and forest soils: Context and case studies in southeastern United States.* New York: Springer-Verlag.

Bolin, B., E. T. Degens, S. Kempe, and P. Ketner (eds.). 1979. *The global carbon cycle. SCOPE 13.* New York: John Wiley.

Bormann, F. H., and G. E. Likens. 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem.* New York: Springer-Verlag.

Pomeroy, L. R. 1974. Cycles of essential elements. *Benchmark Papers in Ecology.* Stroudsburg, PA: Dowden, Hutchinson, and Ross.

Post, W. M., T. H. Peng, W. R. Emanuel, A. W. King, V. H. Dale, and D. L. DeAngelis. 1990. The global carbon cycle. *American Scientist* 78:310-326.

Schlesinger, W. H. 1997. *Biogeochemistry: An analysis of global change,* 2nd ed. London: Academic Press.

Sprent, J. I. 1988. *The ecology of the nitrogen cycle.* New York: Cambridge University Press.

Schulze, E. D., O. L. Lange, and O. Oren. 1989. *Forest decline and air pollution: A study of spruce (Picea abies) on acid soils.* New York: Springer-Verlag.

Smith, W. H. 1990. *Air pollution and forests: Interaction between air contaminants and forest ecosystems,* 2nd ed. New York: Springer-Verlag.

Wellburn, A. 1988. *Air pollution and acid rain: The biological impact.* Essex, England: Longman Scientific and Technical and New York: Wiley.

Capítulo 23 | Ecosistemas terrestres

Archibold, O. W. 1995. *Ecology of world vegetation.* London: Chapman and Hall.

Bailey, R. G. 1996. *Ecosystem geography.* New York: Springer.

Bosques tropicales

Ashton, P. S. 1988. Dipterocarp biology as a window to understanding of tropical forest structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 347-370.

Bawa, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:399-422.

Collins, M. (ed.). 1990. *The last rain forests: A world conservation atlas.* New York: Oxford University Press.

Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.

Erwin, T. L. 1988. The tropical forest canopy: The heart of biotic diversity. In E. O. Wilson and F. M. Peters, eds. *Biodiversity.* Washington, DC: National Academy Press.

Fleming, T. H., R. Breitwisch, and G. H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:71-90.

Golley, F. B. (ed.). 1983. *Tropical forest ecosystems: Structure and function. Ecosystems of the World No. 14A.* Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company.

Jordan, C. F., and J. R. Kline. 1972. Mineral cycling: Some basic concepts and their application in a tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:33-50.

Lathwell, D. J., and T. L. Grove. 1986. Soil-plant relations in the tropics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:1-16.

Leigh, E. G., Jr. 1975. Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:67-86.

Murphy, P. G., and A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.

Richards, P. W. 1996. *The tropical rain forest: An ecological study,* 2nd ed. New York: Cambridge University Press.

Simpson, B. B., and J. Haffer. 1978. Spatial patterns in the Amazonian rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:497-518.

Sutton, S. L., T. C. Whitmore, and A. C. Chadwick (eds.). 1983. *Tropical rain forests: Ecology and management.* Oxford, England: Blackwell.

Tomlinson, P. B. 1987. Architecture of tropical plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:1-21.

Walter, H. 1971. *Ecology of tropical and subtropical vegetation.* Edinburgh: Oliver & Boyd.

Whitmore, T. C. 1984. *Tropical rainforests of the Far East.* Oxford: Clarendon Press.

———. 1990. *An introduction to tropical rain forests.* New York: Oxford University Press.

Bosques templados

Bormann, F. H., and G. E. Likens. 1979. *Pattern and process in a forest ecosystem.* New York: Springer-Verlag.

Brinson, M. M., B. L. Swift, R. C. Plantico, and J. S. Barclay. 1981. *Riparian ecosystems: Their ecology and status. FWS/OBS-81/17.* Kearneysville, WV: Eastern Energy and Land Use Team, U.S. Fish and Wildlife Service.

Curtis, J. T. 1959. *The vegetation of Wisconsin.* Madison, WI: University of Wisconsin Press.

Davis, M. B. (ed.). 1996. *Eastern old-growth forests: Prospects for rediscovery and recovery.* Covelo, CA: Island Press.

Duvigneaud, P. (ed.). 1971. *Productivity of forest ecosystems.* Paris: UNESCO.

Lang, G. E., W. A. Reiners, and L. H. Pike. 1980. Structure and biomass dynamics of epiphytic lichen communities of balsam fir forests in New Hampshire. *Ecology* 63:541-550.

Peterken, G. F. 1996. *Natural woodlands: Ecology and conservation in north temperate regions.* New York: Cambridge University Press.

Polunin, O., and M. Walters. 1985. *A guide to the vegetation of Britain and Europe.* Oxford, England: Oxford University Press.

Reichle, D. E. (ed.). 1981. *Dynamic properties of forest ecosystems.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Bosques de coníferas

Bonan, G. B., and H. H. Shugart. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:1-18.

Edmonds, R. L. (ed.). 1981. *Analysis of coniferous forest ecosystems in the western United States.* Stroudsburg, PA: Dowden, Hutchinson & Ross.

Franklin, J. F., and C. T. Dyrness. 1973. Natural vegetation of Oregon and Washington. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rept. PNW* 8. Corvallis, OR: USDA Forest Service.

Knystautas, A. 1987. *The natural history of the USSR.* New York: McGraw-Hill.

Larsen, J. A. 1980. *The boreal ecosystem.* New York: Academic Press.

———. 1989. *The northern forest border in Canada and Alaska. Ecological Studies 70.* New York: Springer-Verlag.

Polunin, O., and M. Walters. 1985. *A guide to the vegetation of Britain and Europe.* Oxford, England: Oxford University Press.

Monte/Sabana

Plumb, T. R. 1979. Proceedings of the symposium on the ecology, management, and utilization of California oaks. *General Technical Report PSW*-44. Berkeley, CA: Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Forest Service, U.S. Dept. of Agriculture.

Bourliere, F. (ed.). 1983. *Tropical savannas: Ecosystems of the world 13.* Amsterdam: Elsevier Scientific Publishers.

Sarimiento, G. 1984. *Ecology of neotropical savannas.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Sinclair, A. R. E., and M. Norton-Griffiths (eds.). 1979. *Serengeti: Dynamics of an ecosystem.*

Sinclair, A. R. E., and P. Arcese (eds.). 1995. *Serengeti II: Dynamics, management, and conservation of an ecosystem.* Chicago: University of Chicago Press.

Tothill, J. C., and J. J. Mott (eds.). 1985. *Ecology and management of the world's ecosystems.* Canberra: Australian Academy of Science.

Praderas

Breymeyer, A., and G. Van Dyne (eds.). 1980. *Grasslands, systems analysis and man.* Cambridge University Press.

Callenback, E. 1996. *Bring back the buffalo: A sustainable future for America's Great Plains.* Covelo, CA: Island Press.

Coupland, R. T. (ed) 1979. *Grassland ecosystems of the world: Analysis of grasslands and their uses.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Duffy, E. 1974. *Grassland ecology and wildlife management.* London: Chapman and Hall.

French, N. (ed.). 1979. *Perspectives on grassland ecology.* New York: Springer-Verlag.

Hodgson, J., and A. W. Illius (eds.). 1966. *Ecology and management of grazing systems.* New York: CAB International.

Levin, S. A. (ed.). 1993. Forum: Grazing theory and rangeland management. *Ecological Applications* 3:1-38.

Manning, D. 1995. *Grassland: History, biology, politics, and promise of the American prairie.* New York: Penguin Books.

Reichman, O. J. 1987. *Konza prairie: Tallgrass natural history.* Lawrence, KS: University of Kansas Press.

Risser, P. G., et al. 1981. *The true prairie ecosystem.* Stroudsburg, PA: Dowden, Hutchinson & Ross.

Weaver, J. E. 1954. *North American prairie.* Lincoln, NE: Johnson.

Formaciones arbustivas

Castri, F. Di, D. W. Goodall, and R. L. Specht (eds.). 1981. *Mediterranean-type shrublands. Ecosystems of the World No. 11.* Amsterdam: Elsevier Scientific.

Castri, F. Di., and H. A. Mooney (eds.). 1973. *Mediterranean-type ecosystems. Ecological Studies No. 7.* New York: Springer-Verlag.

Groves, R. H. 1981. *Australian vegetation.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

McKell, C. M. (ed.). 1983. *The biology and utilization of shrubs.* Orlando, FL: Academic Press.

Polunin, O., and M. Walters. 1985. *A guide to the vegetation of Britain and Europe.* Oxford, England: Oxford University Press.

Specht, R. L. (ed.). 1979, 1981. *Heathlands and related shrublands. Ecosystems of the World 9A and 9B.* Amsterdam: Elsevier Scientific.

Desierto

Brown, G. W., Jr. (ed.). 1976-1977. *Desert biology,* 2 vol. New York: Academic Press.

Evenardi, M., I. Noy-Meir, and D. Goodall (eds.). 1985-1986. *Hot deserts and arid shrublands of the world. Ecosystems of the World 12A and 12B.* Amsterdam: Elsevier Scientific.

Wagner, F. H. 1980. *Wildlife of the deserts.* New York: Harry W. Abrams.

Tundra

Bliss, L. C., O. H. Heal, and J. J. Moore (eds.). 1981. *Tundra ecosystems: A comparative analysis.* New York: Cambridge University Press.

Brown, J., P. C. Miller, L. L. Tieszen, and F. L. Bunnell. 1980. *An arctic ecosystem: The coastal tundra at Barrow, Alaska.* Stroudsburg, PA: Dowden, Hutchinson & Ross.

Furley, P. A., and W. A. Newey. 1983. *Geography of the biosphere.* London: Butterworths.

Rosswall, T., and O. W. Heal (eds.). 1975. *Structure and function of tundra ecosystems. Ecological Bulletins 20.* Stockholm: Swedish Natural Sciences Research Council.

Smith, A. P., and T. P. Young. 1987. Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:137-158.

Sonesson, M. (ed.). 1980. *Ecology of a subarctic mire. Ecological Bulletins 30.* Stockholm: Swedish Natural Sciences Research Council.

Wielgolaski, F. E. (ed.). 1975. *Fennoscandian tundra ecosystems.* Part I, Plants and microorganisms; Part II, Animals and systems analysis. New York: Springer-Verlag.

Zwinger, A. H., and B. E. Willard. 1972. *Land above the trees.* New York: Harper & Row.

Capítulo 24 | Ecosistemas actuáticos

Estuarios y ecosistemas de agua dulce

Barnes, R. S. K., and K. H. Mann. 1980. *Fundamentals of aquatic ecosystems.* New York: Blackwell Scientific Publishers.

Brock, T. D. 1985. *A eutrophic lake: Lake Mendota, Wisconsin.* New York: Springer-Verlag.

Carpenter, S. A. 1980. Enrichment of Lake Wingra, Wisconsin, by submerged macrophyte decay. *Ecology* 61:1145-1155.

Carpenter, S. A., and J. F. Kitchell. 1984. Plankton community structure and limnetic primary production. *American Naturalist* 124:159-172.

Carpenter, S. A., J. F. Kitchell, and J. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* 35: 634-639.

Cummins, K. W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience* 24:631-641.

———. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:147-172.

Gore, J. A., and G. E. Petts. 1989. *Alternatives in regulated river management.* Boca Raton, FL: CRC Press.

Hutchinson, G. E. 1957-1967. *A treatise on limnology.* Vol. 1, Geography, physics, and chemistry. Vol. 2, Introduction to lake biology and limnoplankton. New York: Wiley.

Hynes, H. B. N. 1970. *The ecology of running water.* Toronto: University of Toronto Press.

Ketchum, B. H. (ed.). 1983. *Estuaries and enclosed seas. Ecosystems of the World 26.* Amsterdam: Elsevier.

Likens, G. E. (ed.). 1985. *An ecosystem approach to aquatic ecology: Mirror Lake and environment.* New York: Springer-Verlag.

Macan, T. T. 1970. *Biological studies of English lakes.* New York: Elsevier.

———. 1973. *Ponds and lakes.* New York: Crane, Russak.

———. 1974. *Freshwater ecology,* 2nd ed. New York: John Wiley & Sons.

Maitland, P. S. 1978. *Biology of fresh waters.* New York: John Wiley & Sons.

McLusky, D. S. 1989. *The estuarine ecosystem,* 2nd ed. New York: Chapman & Hall.

Meyer, J. L. 1990. A blackwater perspective on riverine ecosystems. *Bioscience* 40:643-651.

Petts, G. E. 1984. *Impounded rivers: Perspectives for ecological management.* New York: Wiley.

Stanford, J. A., and A. P. Covich (eds.). 1988. Community structure and function in temperate and tropical streams. *Journal of North American Benthological Society* 7:261-529.

Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, and C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 37:130-137.

Wiley, M. 1976. *Estuarine processes.* New York: Academic Press.

Océanos

Grassle, J. F. 1985. Hydrothermal vent animals: Distribution and biology. *Science* 229:713-717.

———. 1989. Species diversity in deep-sea communities. *Trends in Ecology and Evolution* 4:12-15.

———. 1991. Deep-sea benthic diversity. *Bioscience* 41:464-469.

Gross, M. G. 1982. *Oceanography: A view of Earth,* 3rd ed. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.

Hardy, A. 1971. *The open sea: Its natural history.* Boston: Houghton Mifflin.

Hayman, R. M., and R. C. McDonald. 1985. The ecology of deep sea hot springs. *American Scientist* 73:441-449.

Kinne, O. (ed.). 1978. *Marine ecology,* 5 vol.

Marshall, N. B. 1980. *Deep-sea biology: Developments and perspectives.* New York: Garland STMP Press.

Nybakken, J. W. 1997. *Marine biology: An ecological approach,* 4th ed. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.

Rex, M. A. 1981. Community structure in the deep-sea benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:331-353.

Steele, J. 1974. *The structure of a marine ecosystem.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Hiatt, R. W., and D. W. Strasburg. 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecological Monographs* 30:66-120.

Huston, M. 1985. Patterns of species diversity on coral reefs. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 16:149-177.

Jackson, J. B. C. 1991. Adaptation and diversity of reef corals. *Bioscience* 41:475-482.

Jones, O. A., and R. Endean (eds.). 1973, 1976. *Biology and geology of coral reefs.* Vols. II, III. New York: Academic Press.

Nybakken, J. W. 1997. *Marine biology: An ecological approach,* 4th ed. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.

Pomeroy, L. R., and E. J. Kuenzler. 1969. Phosphorus turnover by coral reef animals. Pages 478-483 in D. J. Nelson and F. E. Evans, eds. *Symposium on radioecology conference.* 670503. Springfield, VA: National Technical Information Services.

Reaka, M. J. (ed.). 1985. *Ecology of coral reefs.* Symposia Series for Undersea Research, NOAA Underseas Research Program 3. Washington DC: US Department of Commerce.

Sale, P. F. 1980. The ecology of fishes on coral reefs. *Annual Review of Oceanography and Marine Biology* 18:367-421.

Valiela, I. 1984. *Marine biology processes.* New York: Springer-Verlag.

Wellington, G. W. 1982. Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: Control and facilitation by resident reef fishes. *Ecological Monographs* 52:223-241.

Wilson, R., and J. Q. Wilson. 1985. *Watching fishes: Life and behavior on coral reefs.* New York: Harper & Row.

Capítulo 25 | Transiciones tierra-agua

Ecosistemas costeros

Bertness, M. D. 1999. *The ecology of Atlantic shorelines.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Carson, R. 1955. *The edge of the sea.* Boston: Houghton Mifflin.

Eltringham, S. K. 1971. *Life in mud and sand.* New York: Crane, Russak.

Leigh, E. G., Jr. 1987. Wave energy and intertidal productivity. *Proceedings of National Academy of Science* 84:1314.

Lubchenco, J. 1978. Algal zonation in the New England rocky intertidal community: An experimental analysis. *Ecology* 61:333-344.

Mathieson, A. C., and P. H. Nienhuis (eds.). 1991. *Intertidal and littoral ecosystems. Ecosystems of the world 24.* Amsterdam: Elsevier.

Moore, P. G., and R. Seed (eds.). 1986. *The ecology of rocky shores.* New York: Columbia University Press.

Newell, R. C. 1970. *Biology of intertidal animals.* New York: Elsevier.

Stephenson, T. A., and A. Stephenson. 1973. *Life between the tidemarks on rocky shores.* San Francisco: Freeman.

Underwood, A. J., E. J. Denley, and M. J. Moran. 1983. Experimental analyses of the structure and dynamics of midshore rocky intertidal communities in New South Wales. *Oecologica* 56:202-219.

Yonge, C. M. 1949. *The seashore.* London: Collins.

Humedales

Bertness, M. D. 1984. Ribbed mussels and *Spartina alterniflora* production on a New England marsh. *Ecology* 65:1794-1807.

———. 1999. *The ecology of Atlantic shorelines.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Bildstein, K. L., G. T. Bancroft, P. J. Dugan, et al. 1991. Approaches to the conservation of coastal wetlands in the Western Hemisphere. *Wilson Bulletin* 103:218-254.

Chapman, V. J. 1976. *Mangrove vegetation.* Leutershausen, Germany: J. Cramer.

———. (ed.). 1977. *Wet coastal ecosystems.* Amsterdam: Elsevier.

Clark, J. 1974. *Coastal ecosystems: Ecological considerations for the management of the coastal zone.* Washington, DC: Conservation Foundation.

Cowardin, L. M., V. Carter, and E. C. Golet. 1979. *Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States.* U.S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service FWS/OBS-79/31.

Dahl, T. E. 1990. *Wetland losses in the United States, 1780's to 1980's.* U.S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service.

Dugan, P. (ed.). 1993. *Wetlands in danger: A world conservation atlas.* New York: Oxford University Press.

Ewel, K. C. 1990. Multiple demands on wetlands. *Bioscience* 40:660-666.

Ewel, K. C., and H. T. Odum (eds.). 1986. *Cypress swamps.* Gainesville: University Presses of Florida.

Gore, A. P. J. (ed.). 1983. *Mire, swamp, bog, fen, and moor. Ecosystems of the world 4A and 4B.* Amsterdam: Elsevier.

Haines, B. L., and E. L. Dunn. 1985. Coastal marshes. Pages 323-347 in B. F. Chabot and H. A. Mooney, eds. *Physiological ecology of North American plant communities.* New York: Chapman and Hall.

Hopkinson, C. S., and J. P. Schubauer. 1984. Static and dynamic aspects of nitrogen cycling in the salt marsh graminoid *Spartina alterniflora. Ecology* 65:961-969.

Howarth, R. W., and J. Teal. 1979. Sulfate reduction in a New England salt marsh. *Limnology and Oceanography* 24:999-1013.

Jefferies, R. L., and A. J. Davy (eds.). 1979. *Ecological processes in coastal environments.* Oxford: Blackwell.

Long, S. P., and C. F. Mason. 1983. *Salt marsh ecology.* New York: Chapman & Hall.

Lugo, A. E. 1990. *The forested wetlands.* Amsterdam: Elsevier.

Lugo, A. E., and S. C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:39-64.

Mitsch, W. J., and J. C. Gosslink. 1993. *Wetlands,* 2nd ed. New York: Van Nostrand Reinhold.

Moore, P. D., and D. J. Bellemany. 1974. *Peatlands.* New York: Springer-Verlag.

Niering, W. A., and B. Hales. 1991. *Wetlands of North America.* Charlottesville, VA: Thomasson-Grant.

Nixon, S. W., and C. A. Oviatt. 1973. Ecology of a New England salt marsh. *Ecological Monographs* 43:463-498.

Nybakken, J. W. 1997. *Marine biology: An ecological approach,* 4th ed. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.

Pomeroy, L. R., and R. G. Wiegert (eds.). 1981. *The ecology of a salt marsh.* New York: Springer-Verlag.

Teal, J. 1962. Energy flow in a salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43:614-624.

Tiner, R. W. 1991. The concept of a hydrophyte for wetland identification. *Bioscience* 41:236-247.

Valiela, I., and J. M. Teal. 1979. The nitrogen budget of a salt marsh ecosystem. *Nature* 47:337-371.

Valiela, I., J. M. Teal, and W. G. Denser. 1978. The nature of growth forms in salt marsh grass *Spartina alternifolia. American Naturalist* 112:461-370.

Van der Valk, A. (ed.). 1989. *Northern prairie wetlands.* Ames, IA: Iowa State University Press.

Weller, M. W. 1981. *Freshwater wetlands: Ecology and wildlife management.* Minneapolis: University of Minnesota Press.

Zedler, J., T. Winfield, and D. Mauriello. 1992. *The ecology of Southern California coastal marshes: A community profile.* U.S. Fish and Wildlife Service Office of Biological Services FWS/OBS 81/54.

Capítulo 26 | Patrones a gran escala de diversidad biológica

Angel, M. V. 1991. Variations in time and space: Is biogeography relevant to studies of long-time scale change? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 71:191-206.

Archibold, O.W. 1995. *Ecology of world vegetation.* London: Chapman and Hall.

Bailey, R. G. 1996. *Ecosystem geography.* New York: Springer.

Bailey, R. W. 1978. *Description of the ecoregions of the United States.* Ogden, UT: USDA Forest Service Intermountain Region.

Bartlein, P. J., T. Webb, and E. C. Fleri. 1984. Climate response surfaces from pollen data for some eastern North American taxa. *Journal of Biogeography* 13:35-57.

Clements, F. E., and V. E. Shelford. 1939. *Bio-ecology.* New York: McGraw-Hill.

Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale biogeographical patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist* 137:27-49.

Currie, D. J., and V. Paquin. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness in trees. *Nature* (London) 329:326-327.

DeCandolle, A. P. A. 1874. *Constitution dans le Regne Vegetal de Groupes Physiologiques Applicables a l Geographie Ancienne et Moderne.* Archives des Sciences Physiques et Naturelles. May, Geneva.

Holdridge, L. R. 1947. Determination of wild plant formations from simple climatic data. *Science* 105:367-368.

———. 1967. Determination of world plant formation from simple climatic data. *Science* 130:572.

Hunter, M. L., and P. Yonzon. 1992. Altitudinal distributions of birds, mammals, people, forests and parks in Nepal. *Conservation Biology* 7:420-423.

Huston, M. 1994. *Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes.* New York: Cambridge University Press.

Kikkawa, J., and W. T. Williams. 1971. Altitudinal distribution of land birds in New Guinea. *Search* 2:64-69.

Koppen, W. 1918. Klassification der Klimate nach Temperatur, Niederschlag, und Jahres lauf. *Petermann's Mitteilungen* 64:193-203, 243-248.

Merriam, C. H. 1890. Results of a biological survey of the San Francisco mountain region and the desert of the Little Colorado, Arizona. *North American Fauna* 1-136.

———. 1899. Zone temperatures. *Science* 9:116.

Niklas, K. J., B. H. Tiffney, and A. H. Knoll. 1983. Patterns in land plant diversification. *Nature* 303:293-299.

Prentice, I. C., P. J. Bartlein, and T. Webb. 1991. Vegetation and climate change in eastern North America since the last glacial maximum: A response to continuous climate forcing. *Ecology* 72:2038-2056.

Rex, M. A., C. T. Stuart, R. R. Hessler, J. A. Allen, H. A. Sanders, and G. D. F. Wilson. 1993. Global-scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos. *Nature* 365:636-639.

Schimper, A. F. W. 1903. *Plant-geography upon a physiological basis.* Oxford: Clarendon.

Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems.* London: Collier-Macmillan.

———. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evolutionary Biology* 10:1-67.

Wilson, E. O. 1999. *The diversity of life.* New York: Norton.

Capítulo 27 | Crecimiento poblacional, uso de recursos y sostenibilidad

Bormann, F. H., D. Balmori, and G. T. Geballe. 1993. *Redesigning the American lawn.* New Haven, CT: Yale University Press.

Bricklemeyer, E. C., Jr., S. Ludicello, and H. J. Hartmann. 1989. Discarded catch in U. S. commercial marine fisheries. Pages 259-295 in *Audubon wildlife report* 1989/1990. San Diego: Academic Press.

Buschbacker, R. J. 1986. Tropical deforestation and pasture development. *Bioscience* 36:22-28.

Daily, G. (ed.). 1997. *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems.* Washington, D.C: Island Press.

Ellis, R. 1991. *Men and whales.* New York: Alfred Knopf.

Ewel, J. C. Berish, B. Brown, N. Price, and J. Raich. 1981. Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. *Ecology* 62:816-829.

Gambell, R. 1976. Population biology and the management of whales. *Applied Biology* 1:237-343.

Gliessman, S.R. (ed.) 1990. *Agroecology: Researching the Ecological Basis for Sustainable Agriculture. Ecological Studies Series No. 78.* New York: Springer-Verlag.

Harris, L. D. 1984. *The fragmented forest.* Chicago: University of Chicago Press.

Hoffman, C. A. 1990. Ecological risks of genetic engineering of crop plants. *Bioscience* 40:434-436.

Heal, G. 2000. *Nature and the marketplace.* Washington, D.C: Island Press.

Horn, D. J. 1988. *Ecological approach to pest management.* New York: Guilford.

Jenkins, M.B. (ed.). 1998. *The Business of Sustainable Forestry: Case Studies.* Chicago, IL: J. D. and K. T. MacArthur Foundation.

Lansky, M. 1992. *Beyond the beauty strip: Saving what's left of our forests.* Gardiner, ME: Tilbury House.

Livi-Bacci, M. 2001. *A concise history of world population,* 3rd edition. Malden, MA: Blackwell Publishers, Inc.

Mather, G. A. S. 1990. *Global forest resources.* Portland, OR: Timber Press.

Orians, G. H., J. Buckley, W. Clark, M. Gilpin, J. Lehman, R. May, G. Robilliard and D. Simberloff. 1986. *Ecological knowledge and environmental problem-solving.* Washington, D.C.: National Academy Press.

Perlan, J. 1991. *A forest journey: The role of wood in the development of civilization.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Pimentel, D., and C. A. Edwards. 1982. Pesticides and ecosystems. *Bioscience* 32:595-600.

Pimentel, D. 1984. Energy flow in agoecosystems. pg. 121-132. In R. Lawrence, B. Stinner, and G. J. House. *Agricultural ecosystems: unifying concepts*. John Wiley & Sons, NY.

Regier, H. A., and G. L. Baskerville. 1986. Sustainable development of regional ecosystems degraded by exploitive development. Pages 74-103 in W. E. Clark and R. E. Munn, eds. *Sustainable development of the biosphere.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Orians, G. (ed.). 1986. *Ecological Knowledge and Environmental Problem Solving.* Washington, D.C: National Academy Press.

Pesek, J. (ed.). 1989. *Alternative Agriculture.* Washington, D.C: National Academy Press.

Regier, H. A., and W. L. Hartman. 1973. Lake Erie's fish community: 150 years of cultural stress. *Science* 180:1248-1255.

Russell, C. S. 2001. *Applying economics to the environment.* Oxford, UK: Oxford University Press.

Russell, E. 2001. *War and nature.* Cambridge: Cambridge University Press.

Small, G. 1976. *The blue whale.* New York: Columbia University Press.

Walters, C. 1986. *Adaptive management of renewable resources.* New York: Macmillan.

USDA Forest Service. 1980. *Environmental consequences of timber harvesting in Rocky Mountain coniferous forests. USDA Forest Service Gen. Tech. Rept.* INT-90. Ogden, UT: Intermountain Forest and Range Experiment Station.

Capítulo 28 | Pérdida del hábitat, biodiversidad y conservación

Baden, J. A., and D. Leal. 1990. *The Yellowstone primer.* San Francisco: Pacific Research Institute for Public Policy.

Berger, J. 1990. Persistence of different-sized populations: An empirical assessment of rapid extinctions in bighorn sheep. *Conservation Biology* 4:91-98.

Carson, R. 1962. *Silent spring.* Boston: Houghton Mifflin.

Caughley, G. 1976. Wildlife management and the dynamics of ungulate populations. *Applied Biology* 1:183-246.

Cottam, G. 1990. Community dynamics on an artificial prairie. Pages 257-270 in W. R. Jordan III, M. E. Gilpin, and J. D. Aber, eds. *Restoration ecology: A synthetic approach to ecological research.* Cambridge: Cambridge University Press.

Culotta, E. 1995. Many suspects to blame in Madagascar extinctions. *Science* 268:156-159.

DiSilvestro, R. L. 1989. *The endangered kingdom: The struggle to save America's wildlife.* New York: Wiley.

Fitzgerald, S. 1989. *International wildlife trade: Whose business is it?* Washington, DC: World Wildlife Fund.

Green, G. N., and R. W. Sussman. 1990. Deforestation history of the eastern rain forests of Madagascar from satellite images. *Science* 248:212-215.

Hughes, T. P. 1994. Catastrophes, phase shifts and large scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265:1547-1551.

Jordan, W. R., III, M. E. Gilpin, and J. D. Aber (eds.). 1990. *Restoration ecology: A synthetic approach to ecological research.* Cambridge: Cambridge University Press.

Kleiman, D. G. 1989. Reintroduction of captive mammals for conservation. *Bioscience* 39:152-161.

Kot, M. 2001. *Elements of mathematical ecology.* Cambridge: Cambridge University Press.

McCollough, D. R. (ed.). 1996. *Metapopulations and wildlife conservation.* Washington, DC: Island Press.

Meffe, G. K., and C. R. Carroll. 1997. *Principles of conservation biology,* 2nd ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Mittermeier, R. A., N. Myers, P. R. Gil, C. G. Mittermeier. 1999. *Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions.* Mexico City, Mexico: CEMEX Conservation International.

Myers, N. 1991. Tropical deforestation: The latest situation. *Bioscience* 41:282.

———. 1991. The biodiversity challenge: Expanded hotspots analysis. *Environmentalist* 10:243-256.

———. 1998. Threatened biotas: "Hotspots" in tropical forests. *Environmentalist* 8:1-20.

———. 1986. Tropical deforestation and a mega-extinction spasm. Pages 349-409 in M. Tattersal, I. 1993. Madagascar's lemurs. *Scientific American* 268:110-117.

Pimentel, D., H. Acquay, M. Biltonen, et al. 1992. Environmental and economic costs of pesticide use. *Bioscience* 42:750-760.

Prescott-Allen, C., and R. Prescott-Allen. 1986. *The first resource: Wild species in North American economy.* New Haven: Yale University Press.

Primack, R. B. 1998. *Essentials of conservation biology,* 2nd edition. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.

Schonewald-Cox, C. M. 1983. Conclusions: guidelines to management: a beginning attempt. In C. M. Schonewald-Cox, S. M. Chambers, B. MacBryde, and L. Thomas (eds.). *Genetics and conservation: A reference for managing wild animal and plant populations,* pgs. 414-445. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.

Soule, M. E. (ed.). 1986. *Conservation biology: The science of scarcity and diversity.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Soule, M. E., and B. A. Wilcox (eds.). 1980. *Conservation biology: An evolutionary ecological perspective.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Soule, M. (ed.). 1986a. *Conservation biology: The science of scarcity and diversity.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Soule, M. E. 1985. What is conservation biology? *Bioscience* 35:727-734.

———. 1986b. *Viable populations for conservation.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Thatcher, R. C., J. L. Searcy, J. E. Coster, and G. D. Hertel (eds.). 1986. *The southern pine beetle. USDA Forest Service Science and Education Tech. Bull.* 1631. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture.

Trefethen, J. B. 1975. *An American crusade for wildlife.* New York: Winchester Press..

Western, D., and M. C. Pearl. 1988. *Conservation for the twenty-first century.* New York: Oxford University Press.

Whitcomb, R. F., J. F. Lynch, P. A. Opler, and C. S. Robbins. 1976. Island biogeography and conservation: Strategy and limitations. *Science* 193:1030-1032.

Wilson, E. O. 1992. *The diversity of life.* Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press.

Wilson, E. O., and F. M. Peter (eds.). 1988. *Biodiversity.* Washington, DC: National Academy Press.

Zaret, T. M., and R. T. Paine. 1973. Species introduction in a tropical lake. *Science* 182:449-455.

Capítulo 29 | Cambio climático global

Adams, R. M., R. Alig, J. M. Callaway, B. A. McCarl, and S. M. Winnet. 1995. *The economic effects of climate change on U.S. agriculture.* Final report. Climate Change Impacts Program. Palo Alto, CA: EPRI.

Adams, R. M., R. A. Fleming, C. C. Chang, and B. A. McCarl. 1995. A reassessment of the economic effects of global climate change on U.S. agriculture. *Climate Change* 30:147-167.

Amthor, J. S. 1995. Terrestrial higher-plant response to increasing atmospheric CO_2 in relation to the global carbon cycle. *Global Change Biology* 1:243-274.

Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in changing environments: Linking physiological, population, and community ecology.* New York: Cambridge University Press.

Butcher, S. S., R. J. Charlson, G. H. Orians, and G. V. Wolfe (eds.). 1992. *Global biogeochemical cycles.* New York: Academic Press.

Currie D. J. 2001. Projected effects of climate change on patterns of vertebrateand tree species richness in the conterminous United States. *Ecosystems* 4:216-225.

Drake, B. G., and P. W. Leadley. 1991. Canopy photosynthesis of crops and native plant communities exposed to long-term elevated carbon dioxide. *Plant Cell Environment* 14:853-860.

Drake, B. G., G. Peresta, E. Beugeling, and R. Matamala. 1996. Long-term elevated CO_2 exposure in a Chesapeake Bay wetland: Ecosystem gas exchange, primary productivity, and tissue nitrogen. In G. Koch and H. A. Mooney, eds. *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems.* San Diego: Academic Press.

Edmonds, J. 1992. Why understanding the natural sinks and sources of CO_2 is important: A policy analysis perspective. *Water, Air and Soil Pollution* 64:11-21.

Field, C. B., R. B. Jackson, and H. A. Mooney. 1995. Stomatal responses to CO_2: Implications from the plant to global scale. *Plant Cell Environment* 18:1214-1225.

Gates, D. 1993. *Climate change and its biological consequences.* Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Harte, J., and R. Shaw. 1995. Shifting dominance with a montane vegetation community: Results of a climate-warming experiment. *Science* 267:876-880.

Heimann, M. (ed.). 1993. *The global carbon cycle.* Berlin: Springer-Verlag.

Holdridge, L. R. 1947. Determination of world formulations from simple climatic data. *Science* 105:367-368.

Houghton, J. T. 1997. *Global warming: The complete briefing.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Houghton, J. T., L. G. Meira Filho, J. Bruce, H. Lee, B. A. Callander, E. Haites, N. Harris, and K. Maskell (eds). 1995. *Climate change 1994.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Houghton, J. T., L. G. Meira Filho, B. A. Callander, N. Harris, A. Kattenberg, and K. Maskell (eds.). 1996. *Climate change 1995: The science of climate change.*

Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, England: Cambridge University Press.

Houghton, R. A. 1995. Land-use change and the carbon cycle. *Global Change Biology* 1:275-287.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) Third Assessment Report—Climate Change. 2001. http://www.ipcc.ch/

Iverson, L. R., and A. M. Prasad. 2001. Potential changes in tree species richness and forest community type following climate change. *Ecosystems* 4:186-199.

Kalkstein, L. S., and J. S. Green. 1997. An evaluation of climate/mortality relationships in large U.S. cities and possible impacts of a climate change. *Environmental Health Perspectives* 105:84-93.

Kalkstein, L. S., and G. Tan. 1995. Human health. In K. Strzepek and J. Smith, eds. *As climate changes: International impacts and implications.* New York: Cambridge University Press.

Kattenberg, A., F. Giorgi, H. Grassl, G. A. Meehl, J. F. B. Mitchell, R. J. Stouffer, T. Tokioka, A. J. Weaver, and T. M. L. Wigley. 1996. Climate models projections of future climate. Pages 285-357 in J. T. Houghton et al., eds. *Climate change 1995.* The Science of Climate Change. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Keeling, C. D., T. P. Whorf, M. Wahlen, and J. van der Plicht. 1995. Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature* 375:666-670.

Korner, C., M. Diemer, B. Schappi, P. Niklaus, and J. Arnone. 1997. The response of alpine grassland to four seasons of CO_2 enrichment: A synthesis. *Acta Oecologia* 18:165-175.

Marland, G., and T. Boden. 1993. The magnitude and distribution of fossil-fuel related carbon releases. Pages 117-138 in M. Heimann, ed. *The global carbon cycle.* New York: Springer-Verlag.

Miko, U. F. 1996. Climate change impacts on forests. In R. T. Watson, M. C. Zinyowera, and R. H. Moss, eds. *Climate change 1995: Impacts, adaptations and mitigation of climate change.* New York: Cambridge University Press.

Mitchell, J. F. B., R. A. Davis, W. J. Ingram, and C. A. Senior. 1995. On surface temperature, greenhouse gases and aerosols: Models and observations. *Journal of Climatology* 10:2364-2386.

Mitchell, J. F. B., T. J. Johns, J. M. Gregory, and S. B. F. Tett. 1995. Climate response to increasing levels of greenhouse gases and sulfate aerosols. *Nature* 376:501-504.

Nicholls, R. J., and S. P. Leatherman. 1995. Global sea-level rise. In K. Strzepek and J. B. Smith, eds. *As climate changes: International impacts and implications.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Oechel, W. C., and G. L. Vourlitis. 1996. Direct effects of elevated CO_2 on Arctic plant and ecosystem function. Pages 163-176 in G. Koch and H. A. Mooney, eds. *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems.* San Diego: Academic Press.

Owensby, C. E., J. M. Ham, A. Knapp, C. W. Rice, P. I. Coyne, and L. M. Auen. 1996. Ecosystem-level responses of tallgrass prairie to elevated CO_2. Pages 147-162 in G. Koch and H. A. Mooney, eds. *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems.* San Diego: Academic Press.

Peterjohn, W. T., J. M. Melillo, F. P. Bowles, and P. A. Steudler. 1993. Soil warming and trace gas fluxes: Experimental design and preliminary flux results. *Oecologia* 93:18-24.

Peters, R. L., and T. E. Lovejoy (eds.). 1992. *Global warming and biological diversity.* New Haven: Yale University Press.

Poorter, H., and M. Perez-Soba. 2002. Plant growth at elevated CO_2. Pages 489-496 in H. A. Mooney and J. G. Canadell (eds.), *Encyclopedia of global change,* Vol. 2, The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change. Chichester, UK: John Wiley and Sons, Ltd.

Root, T. 1988. Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology* 69:330-339.

Schneider, S. H. 1989. *Global warming.* San Francisco: Sierra Club Books.

Smith, T. M., P. N. Halpin, H. H. Shugart, and C. Secrett. 1994. Global forests. In K. Strzpeck and J. Smith, eds. *As climate changes: International impacts and implications.* Cambridge, England: Cambridge University Press.

Smith, T. M., R. Leemans, and H. H. Shugart. 1992. Sensitivity of terrestrial carbon storage to CO_2-induced climate change: Comparison of four scenarios based on general circulation models. *Climatic Change* 21:367-384.

Strain, B. R., and J. D. Cure (eds.). 1985. *Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation.* Washington, DC: U.S. Department of Energy Publication DOE/ER-0238.

Trabalka, J. R. (ed.). 1985. *Atmospheric carbon dioxide and the global carbon cycle.* Washington, DC: U.S. Department of Energy Report DOE/ER-0239.

Trabalka, J. R., and D. E. Reichle (eds.). 1994. *The changing carbon cycle: A global analysis.* New York: Springer-Verlag.

VEMAP Participants. 1995. Vegetation/ecosystem modeling and analysis project: Comparing biogeography and biogeochemistry models in a continental-scale study of terrestrial ecosystem responses to climate change and CO_2 doubling. *Global Biogeochemical Cycles* 9:407-437.

Watson, R. T., M. C. Zinyowera, R. H. Moss, and D. J. Dokken (eds.). 1998. *The regional impacts of climate change (a special report of IPCC Working Group II).* Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Woodward, F. I. (ed.). 1992. *Global climate change: The ecological consequences.* London: Academic Press.

Yoshino, M., T. Horie, H. Seino, H. Tsujii, T. Uchijima, and Z. Uchijima. 1988. The effects of climate variations on agriculture in Japan. In M. Parry, T. R. Carter, and N. T. Konijn, eds. *The impacts of climate variation on agriculture.* Volume 1, Assessments in cool temperate and cold regions. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer.

Glosario

abiótico Sin vida, el componente abiótico del ambiente incluye el suelo, agua, aire, luz, nutrientes y similares.

abisal Relativo a las aguas profundas del océano, normalmente por debajo de los 1.000 metros.

abundancia El número de individuos de una especie en un área determinada.

abundancia relativa Representación proporcional de una especie en una comunidad o en la muestra de una comunidad

aclimatación Cambios en el estado fisiológico o tolerancia que aparece en algunas especies tras una larga exposición a diferentes ambientes naturales.

adaptación Característica determinada genéticamente (morfológica o fisiológica o de comportamiento) que mejora la capacidad del organismo para sobrevivir y reproducirse bajo las condiciones ambientales reinantes.

ADN Un ácido nucleico (ácido desoxirribonucleico) que se encuentra principalmente en los cromosomas; el material hereditario de todos los organismos excepto determinados virus.

aeróbico Que vive o que se da únicamente en presencia de oxígeno molecular libre y no combinado, ya sea como gas en la atmósfera o disuelto en el agua.

afloramiento En los océanos y en los grandes lagos, corriente de agua o movimiento de las aguas superficiales producida por el viento, que trae aguas más frías cargadas de nutrientes a la superficie; en los océanos abiertos, regiones en que las corrientes superficiales que separan las aguas profundas, que se elevan a la superficie para reponer las aguas que se han retirado.

agricultura de roza y quema Sistemas agrícolas que alternan períodos anuales de cosecha con largos períodos de barbecho. También se refiere a los cultivos cambiantes, en los que se utiliza el fuego para liberar las zonas de barbecho para cultivar.

agricultura sostenible Prácticas de cultivo que aseguran la manutención de las familias de agricultores, al mismo tiempo que conservan el medio ambiente y los recursos naturales.

agua capilar Porción de agua retenida por las fuerzas capilares entre partículas del suelo.

agua subterránea Agua que se encuentra por debajo de la superficie de la tierra en los espacios intersticiales de los lechos rocosos y el suelo, libre para moverse bajo la influencia de la gravedad.

aislamiento reproductivo Separación de una población con respecto a otra debido a la incapacidad para producir descendencia viable cuando se aparean dos miembros de ambas poblaciones.

alelo Una de las dos o más formas alternativas de un gen que ocupa la misma posición relativa o locus en los cromosomas homólogos.

alelopatía Efecto de los productos metabólicos de plantas (sin incluir microorganismos) en el crecimiento y desarrollo de otras especies cercanas.

alfisol Suelo caracterizado por una acumulación de hierro y aluminio en el horizonte B.

alogénico Término aplicado a los cambios en la sucesión que conlleva una variación en el ambiente físico.

alopátrico Que tiene diferentes áreas de distribución geográfica: que tiene distribuciones que no se solapan.

áltrico Condición que se da entre las aves y mamíferos y que consiste en que los individuos eclosionan o nacen habitualmente ciegos y demasiados débiles para soportar su propio peso.

ambiente Los alrededores, lo externo, lo que no tiene límites en su condición.

ambiente Todo lo que rodea a un organismo; incluye también los demás organismos y aquellos de su propia especie.

amonificación Descomposición de proteínas y aminoácidos, especialmente realizada por hongos y bacterias, que liberan amonio como subproducto de la excreción.

anaeróbico Adaptado a condiciones ambientales desprovistas de oxígeno.

análisis de costes y beneficios Análisis económico en el cual los beneficios de una actividad se comparan con sus costes asociados.

anchura del nicho Rango o intervalo de una de las dimensiones del nicho que ocupa una población.

andisol Suelos derivados de materiales arrojados por los volcanes, no demasiado meteorizados con una capa superficial oscura.

anión Ión que lleva una carga negativa.

aposematismo Véase coloración de advertencia.

aprovisionamiento óptimo Tendencia de los animales de recolectar su alimento de forma eficiente, seleccionando el tamaño del alimento o las áreas de alimentación que ofrecen la máxima cantidad de alimento obtenida con el mínimo esfuerzo.

área de movimiento Área sobre la cual se mueve un animal a lo largo del año.

área dinámica mínima Área de hábitat apropiado necesaria para el mantenimiento de una población mínima viable.

aridisol Suelo desértico caracterizado por la escasez de materia orgánica y alto contenido en bases.

asignación de recursos Porción del suministro de un recurso que se destina a fines específicos

asimilación Transformación o incorporación de una sustancia por los organismos; absorción y conversión de energía y nutrientes en los constituyentes de un organismo.

atolón Arrecife de coral con forma de anillo que encierra o casi encierra una laguna y está rodeado de mar abierto.

ATP Trifosfato de adenosina; las principales moléculas de transferencia de energía en todos los sistemas biológicos.

aufwuchs Comunidad de organismos adheridos a, o que se mueven sobre, un sustrato sumergido; compárese con perifiton.

autoaclarado Reducción progresiva de la densidad en las plantas, asociada con un aumento del tamaño de los individuos.

autogénico Autogenerado.

autótrofos Organismos que producen materia orgánica a partir de sustancias químicas inorgánicas y alguna fuente de energía.

balance del carbono Equilibrio entre la absorción de CO_2 en la fotosíntesis y la pérdida durante el proceso de transpiración.

barrenador Larva de insectos acuáticos que escarba en ramas y troncos impregnados de agua de árboles caídos.

batial Puede designar cualquier cosa, pero especialmente organismos que se encuentran en las profundidades del mar, por debajo de la zona fótica o iluminada y por encima de los 4.000 metros.

batipelágico Zona sin luz de los océanos abiertos, situada sobre las aguas abisales o del fondo, normalmente por encima de los 4.000 metros.

bentos Organismos que viven en el fondo de un lago o mar, desde la marca superior del agua en las orillas hasta lo más profundo.

bianual Planta que requiere de dos años para completar su ciclo de vida; desarrolla un crecimiento vegetativo el primer año y un crecimiento reproductivo (flores y semillas) el segundo.

biodiversidad Medida de los diferentes tipos de organismos en una región determinada.

biogeografía Estudio del pasado y el presente de la distribución geográfica de las plantas y del ambiente abiótico. Animales en diferentes niveles taxonómicos, los hábitats en los que viven, y sus relaciones ecológicas.

biogeografía insular Estudio de la distribución de los organismos y de la estructura de las comunidad en islas.

bioluminiscencia Producción de luz por organismos vivos

bioma Comunidad ecológica principal a nivel regional; habitualmente corresponde a la clasificación de formaciones vegetales y de formas de vida de los ecólogos vegetales; también integran a los animales.

biomasa Peso de materia viva, habitualmente expresado como peso seco por unidad de superficie.

biomasa de cosecha en pie Cantidad total de biomasa por unidad de área en un momento determinado.

biosfera Fina capa sobre la tierra en la cual habitan todos los seres vivos.

biótico Se aplica a todo componente vivo del ecosistema.

borde Sitio en el cual la orilla de una vegetación se junta con la orilla de otra.

borde Lugar donde se juntan dos o más tipos de vegetación.

borde inducido Borde que surge como resultado de alguna perturbación; los tipos de vegetación adyacentes son sucesivos, cambiando o desapareciendo con el tiempo, mantenidos solamente por perturbaciones periódicas.

borde inherente Borde estable y permanente determinado por condiciones y características naturales de larga duración.

bosque de ribera Bosque situado a lo largo de las riberas de un río o arroyo; los bosques de ribera también se denominan bosques de galería.

bosque lluvioso templado Bosque que ocupa regiones caracterizadas por un clima suave y fuertes lluvias, que producen un crecimiento exuberante de la vegetación; un ejemplo lo constituye el bosque de coníferas del noroeste de Norteamérica.

bosque manglar Comunidades de regiones costeras tropicales dominadas por diferentes especies de árboles y arbustos que pueden crecer y reproducirse en áreas inundadas diariamente por agua de mar.

bosque viejo Bosque que no ha sido alterado por el hombre durante cientos de años.

bóveda Capa más alta de la vegetación formada por árboles; también la capa más alta de la vegetación de las comunidades arbustivas o de cualquier planta terrestre en la cual la capa más alta forma un hábitat distinto.

briofitas Miembro de la división de plantas sin flor del reino vegetal, que comprende musgos (Musci), hepáticas (Hepaticae), y antocerotes (Anthocerotae).

brotes La parte de crecimiento en curso de hojas y ramas de arbustos, trepadoras, leñosas y árboles, que puede ser aprovechada por el consumo animal.

bucle microbiano Bucle trófico en el cual las bacterias toman la materia orgánica disuelta producida por el plancton, y son luego consumidas por el nanoplancton heterotrófico; añade varios niveles tróficos a la cadena trófica del plancton.

cadena trófica Movimiento de energía y nutrientes desde un grupo de organismos con unos requerimientos alimentarios comunes a otro grupo, en una serie que empieza en general con las algas y las plantas y que finaliza con los carnívoros, detritívoros y descomponedores.

cadena trófica de los herbívoros Cadena alimentaria en la cual los productores primarios (plantas y algas) son consumidos por los herbívoros, con las consiguientes transferencias de energía a otros niveles tróficos.

cadena trófica detritívora Cadena alimentaria en la cual los detritívoros consumen detritos o desechos, principalmente procedentes de los vegetales, con la subsiguiente transferencia de energía a los distintos niveles tróficos; relacionado con la cadena trófica de los herbívoros; compárese con cadena trófica de los herbívoros.

caducifolios De los árboles que tienen hojas caducas, que son mudadas en una determinada estación (invierno en las regiones templadas; estación seca en los trópicos).

calcificación Proceso de formación del suelo caracterizado por la acumulación de calcio en los horizontes inferiores.

calor Energía en el proceso de transferencia de un objeto a otro dadas las diferencias de temperatura entre ellos.

calor específico Cantidad de energía que debe añadirse o extraerse para elevar o reducir la temperatura de una sustancia en un valor específico.

calor latente Cantidad de calor liberada cuando una unidad de masa de una sustancia pasa del estado líquido al sólido, o la cantidad de calor absorbida cuando una sustancia pasa del estado sólido al líquido.

calor latente de evaporación La cantidad de calor absorbida por gramo de líquido para convertirse en gas.

caloría Cantidad de calor necesaria para hacer aumentar un 1 °C a 1 g de agua; normalmente de 15 °C a 16 °C.

canibalismo) Matanza y consumo de individuos de la propia especie; depredación intraespecífica.

capa herbácea Líquenes, musgo, helechos, plantas herbáceas, y pequeños brotes leñosos que crecen en el suelo del bosque.

capa superficial Capa de aire tranquilo en la superficie de un objeto o cerca de él.

capacidad de agua disponible Suministro de agua disponible para las plantas en un suelo con un drenaje adecuado.

capacidad de campo Cantidad de agua retenida por el suelo en contra de la fuerza de la gravedad.

capacidad de carga, K Número de organismos individuales que pueden ser sustentados por los recursos de un área determinada, habitualmente a través del período más desfavorable del año.

capacidad de intercambio catiónico Capacidad de las partículas del suelo de absorber iones cargados positivamente.

capacidad de intercambio iónico Número total de sitios cargados en partículas de suelo en un volumen de suelo determinado.

capital natural Variedad de recursos naturales que abastecen los ecosistemas.

carnivorismo Matanza con fines alimenticios de un animal a otro animal.

carnívoro Organismo que se alimenta de tejido animal; taxonómicamente, miembro del orden de los Carnivora (Mammalia).

carnívoros primarios Organismos que se alimentan de consumidores primarios o herbívoros.

carnívoros secundarios Organismos que se alimentan de carnívoros primarios o consumidores secundarios.

carroñero Animal que se alimenta de animales muertos o de productos de animales, como excrementos.

catión Parte de una molécula disociada que lleva la carga eléctrica positiva.

chaparral Vegetación consistente en arbustos perennes de hoja ancha que se encuentran en las regiones con un clima de tipo mediterráneo.

chimenea hidrotermal Lugar en el fondo del océano en donde el agua, calentada por las rocas fundidas, surge a través de fisuras; el agua de las chimeneas hidrotermales contiene sulfuros oxidados por bacterias quimiosintéticas, las cuales proporcionan sostén para carnívoros y detritívoros.

ciclo biogeoquímico Circulación de los elementos o compuestos químicos a través de los organismos vivos.

ciclo del agua Movimiento del agua entre la atmósfera y la tierra a través de las precipitaciones y la evaporación.

ciclo gaseoso Ciclo biogeoquímico cuyo principal reservorio o almacén de nutrientes se sitúa en la atmósfera y el océano.

ciclo hidrológico Véase ciclo del agua.

ciclo sedimentario Meteorización de las rocas y lavado de sus minerales, y su transporte, deposición y enterramiento.

ciclos poblacionales Oscilaciones recurrentes entre períodos de densidad poblacional alta y baja, de un modo más regular del que se esperaría por azar. Los dos intervalos más frecuentes entre picos son tres a cuatro en el topillo nórdico y de nueve a diez en la liebre americana.

circuitos oceánicos Movimiento circular de agua en las cuencas oceánicas más importantes.

circulación a contracorriente Arreglo anatómico y fisiológico por el cual se da un intercambio de calor entre la sangre arterial caliente y la sangre venosa fría que retorna al interior del cuerpo; importante en el mantenimiento de la homeostasis térmica en muchos vertebrados.

circulación de materiales Véase circulación de nutrientes.

circulación de nutrientes Trayectoria que sigue un elemento o un nutriente a través del ecosistema, desde su asimilación por los organismos hasta su liberación en la descomposición.

circulación interna Movimiento o circulación de los nutrientes a través de los componentes del ecosistema.

claro de bosque Hueco o abertura entre el dosel arbóreo de un bosque debida a alguna pequeña perturbación, como, por ejemplo, el derribo de un árbol provocado por el viento; muerte de un árbol individual o grupo de árboles que influye sobre el desarrollo de la vegetación que hay por debajo.

clima Patrón promedio a largo plazo del tiempo local, regional o global.

clima de tipo mediterráneo Clima semiárido caracterizado por un verano seco y cálido y por un invierno húmedo y templado.

clímax Comunidad final estable de la sucesión que es capaz de autoperpetuarse bajo las condiciones ambientales reinantes.

clon Población de individuos genéticamente idénticos resultantes de la reproducción asexual.

coeficiente de comunidad Índice de similaridad entre dos grupos o comunidades. El índice oscila desde 0 para indicar las comunidades sin especies en común, hasta 100 para indicar las comunidades con una composición idéntica de especies.

coeficiente de extinción Punto en el cual la intensidad de la luz que alcanza una profundidad determinada es insuficiente para la fotosíntesis; proporción de intensidad de la luz a una determinada profundidad frente a la intensidad de la superficie.

coevolución Evolución conjunta de dos o más especies que no se cruzan entre sí, pero que posen una estrecha relación ecológica; a través de presiones de selección recíprocas, la evolución de una de las especie que forman esta relación es parcialmente dependiente de la evolución de la otra.

coexistencia Dos o más especies que viven juntas en el mismo hábitat, habitualmente con algún tipo de interacción competitiva.

cohesión Capacidad de las moléculas de agua, debido a los enlaces de hidrógeno, de adherirse firmemente unas con otras y de resistir fuerzas externas que intentan romper dichos enlaces.

cohorte Grupo de individuos de la misma edad.

colectores Grupo trófico de invertebrados de aguas corrientes que filtran finas partículas orgánicas o las recogen del suelo de los cursos de agua.

colectores filtradores Larvas de insectos acuáticos que se alimentan de finas partículas de materia mediante la filtración del agua que fluye por ellas.

colectores recolectores Larvas de insectos acuáticos que recogen y se alimentan de partículas del sedimento del fondo de un curso de agua.

coloide Partículas cargadas negativamente en el suelo que proveen a la superficie con una alta capacidad de intercambio de cationes.

coloración críptica Coloración de un organismo que le hace parecerse o asemejarse a su hábitat de fondo.

coloración de advertencia Colores o marcas llamativos en un animal que sirven para disuadir a los depredadores potenciales.

coloración destelleante Marcas ocultas en los animales que, cuando se exponen rápidamente, asustan o desvían la atención de un depredador potencial.

comensalismo Relación entre especies que es beneficiosa para una, pero neutra o que no aporta ningún beneficio a la otra.

comensalismo indirecto Interacción indirecta, beneficiosa para una de las especies involucradas pero neutral para la otra.

compartimento Componente o reservorio principal de un ecosistema.

competencia Cualquier interacción que produce un perjuicio mutuo a ambos participantes y que se da entre especies que comparten recursos limitados.

competencia aparente Tiene lugar cuando una sola especie depredadora se alimenta de dos especies de presas, lo que permite una gran densidad de depredadores e incrementa la tasa a la cual la presa se consume. Como resultado, la densidad de ambas especies de presas disminuye, lo que sugiere una interacción competitiva.

competencia de pelea Competencia intraespecífica en la que se comparten unos recursos limitados hasta el punto de que no sobrevive ningún individuo..

competencia de torneo Competencia en la que un recurso limitado es compartido solamente por los individuos dominantes; un número relativamente constante de individuos sobrevive, independientemente de la densidad inicial.

competencia difusa) Competencia en la cual una especie experimenta competencia con numerosas especies diferentes que consumen los mismos recursos.

competencia por explotación Competencia ejercida por un grupo o grupos de organismos que reduce un recurso hasta el punto de afectar adversamente a otros organismos.

competencia por interferencia Competencia en la cual el acceso a un recurso está limitado por la presencia de un competidor.

compresión del nicho Restricción del uso de un recurso, tal como el alimento o el espacio, a causa de una competencia intensa.

comunidad Grupo de individuos que interaccionan entre sí y que habitan en una misma área.

comunidad autotrófa Comunidad cuya fuente de energía es la fotosíntesis y utiliza compuestos inorgánicos, por lo que está basada en productores primarios.

comunidad biótica Cualquier grupo poblacional que habita en una zona o hábitat físico de forma obligatoria.

comunidad heterótrofa Comunidad que depende de, y que es soportada por, la energía fijada previamente por la comunidad autótrofa.

concepto holístico de la comunidad Noción de que las especies, particularmente de plantas, están integradas en una unidad internamente interdependiente; con la madurez y la muerte de la comunidad de plantas, ésta será reemplazada por una comunidad idéntica.

concepto individualista El punto de vista, en primer lugar propuesto por H. A. Gleason, de que la vegetación es una variable continua en un ambiente continuamente cambiante; por lo tanto no hay dos comunidades vegetales idénticas, y las asociaciones de especies surgen únicamente de las similitudes en sus requerimientos.

conducción Transferencia directa de calor de una sustancia a otra.

conductancia térmica Tasa de flujo de calor a través de una sustancia.

conductividad Capacidad de intercambiar calor con el ambiente circundante.

conexión En una red trófica, la flecha que va desde el consumidor hacia la especie consumida.

constante solar Tasa de incidencia de energía solar sobre una superficie, justo en el límite exterior de la atmósfera de la tierra; el valor actual es de 0.140 watt/cm^2.

consumidor Cualquier organismo que se alimenta de otros organismos vivos o muertos.

consumidores primarios Organismos que se alimentan de los vegetales.

consumidores secundarios Organismos que se alimentan de consumidores primarios o herbívoros; carnívoros.

continuo Un gradiente de características ambientales o de cambios en la composición de una comunidad

control por los depredadores Influencia de los depredadores en el tamaño de los niveles tróficos inferiores en una red trófica.

control por los recursos Influencia de los productores en los niveles tróficos que están sobre ellos en una red alimentaria.

convección Transferencia de calor por la circulación de un líquido o gas.

coprofagia Alimentación a base de excrementos.

coraza protectora Cubierta externa y dura del cuerpo de un animal, como el caparazón de la tortuga o las espinas del puercoespín, que disuade a sus enemigos o de algún modo lo hace invulnerable a la mayoría de ellos.

corredor Una franja de un tipo concreto de vegetación que difiere del terreno que tiene a ambos lados.

corriente Movimientos del agua que dan por resultado el transporte horizontal de masas de agua.

covalencia Dos átomos comparten un par de electrones.

crecimiento exponencial, (r) Tasa instantánea de crecimiento poblacional., expresada como un incremento proporcional por unidad de tiempo.

crecimiento indeterminado Crecimiento de un organismo a lo largo de toda su vida adulta; no posee un tamaño característico en la adultez.

cromosoma Uno de un grupo de estructuras a modo de hebra de diferentes longitudes y tamaños que se encuentran en el núcleo de las células de los organismos eucariotas.

cromosomas homólogos Cromosomas correspondientes de los individuos parentales masculino y femenino que se emparejan mediante la meiosis.

cronosecuencias Grupos de sitios de la misma área que se encuentran en diferentes etapas de la sucesión.

cuello de botella Término evolutivo para cualquier situación estresante que reduce una población en gran medida.

cuenca hídrica Área completa que es drenada por un curso de agua hasta un lago o un embalse; área total por encima de un punto concreto de un curso de agua que contribuye al aporte de agua que llega a ese punto; línea divisoria topográfica por la cual los cursos de agua superficiales fluyen en dos direcciones.

cuota fija Tasa fija de recolección o cosecha de una determinada fracción de la población, basada en las estimas de rendimiento máximo sostenido.

curva de respuesta funcional tipo I Tasa de mortalidad de las presas debida a la constante depredación; una función de la eficiencia de los depredadores.

curva de respuesta funcional tipo II Incremento de la tasa de depredación per cápita, que se produce de manera desacelerada, solo hasta una tasa máxima que se alcanza en cierta densidad elevada de presas.

curva de respuesta funcional tipo III Tasa de presas consumidas, lenta al principio y luego aumenta en forma de S (sigmoide) a medida que la depredación alcanza su máxima expresión.

curva de supervivencia Gráfico que muestra la supervivencia de una cohorte de individuos de una población desde su nacimiento hasta la edad máxima alcanzada por algún miembro de la cohorte.

curva logística Curva de crecimiento poblacional en forma de S que muestra un lento crecimiento inicial, una fase de rápido crecimiento y una fase final llana, asintótica, determinada por la capacidad de carga.

curva sigmoide Curva de crecimiento logístico en forma de S.

defensa constitutiva Rasgos fijos de un organismo, como, por ejemplo, la similitud con un objeto, para disuadir el ataque de los depredadores

defensa frente a la depredación Características desarrolladas que sirven para ayudar a la presa a evitar su detección o captura.

defensa inducida Respuesta defensiva inducida por la presencia o acción de un depredador, como, por ejemplo, las feromonas de alarma.

defensa química La utilización por los organismos de secreciones tóxicas, amargas y de mal sabor para disuadir a sus enemigos potenciales.

defensas conductuales Posturas o acciones agresivas o sumisas que amenazan o disuaden a los enemigos.

déficit de presión de vapor La diferencia entre la presión de la saturación del vapor y la presión de vapor real a cualquier temperatura dada.

demanda biológica de oxígeno, DBO Medida de oxigeno que necesita un volumen específico de agua para descomponer los materiales orgánicos; cuanto mayor es la cantidad de materia orgánica en el agua, mayor es la DBO.

demografía El estudio estadístico del tamaño y estructura de las poblaciones y de los cambios que ocurren dentro de ellas.

densidad Tamaño de una población en relación con una determinada unidad de espacio; véase densidad absoluta y densidad ecológica.

densidad absoluta Número de individuos por unidad de superficie; compárese con densidad ecológica.

densidad ecológica Densidad medida en términos de números de individuos por superficie de espacio apto para la vida; compárese con densidad absoluta.

densidad poblacional Número de individuos en una población por unidad de superficie.

dependencia de la densidad Regulación del crecimiento poblacional por mecanismos controlados por el tamaño de la población; el efecto aumenta a medida que el tamaño poblacional aumenta.

deposición ácida Precipitación atmosférica seca y húmeda con un pH extremadamente bajo, que aparece cuando el vapor de agua de la atmósfera se combina con sulfuro de hidrógeno y vapores de óxido nitroso desprendido al quemarse combustibles fósiles; el ácido sulfúrico y ácido nítrico de la lluvia, niebla, nieve, gases y materia particulada.

deposición húmeda Componente generalmente ácido que llega a la superficie del terreno por medio de la lluvia o alguna forma de precipitación; deposición por vía húmeda.

deposición por vía húmeda Dióxido de azufre y óxidos de nitrógeno que regresan como soluciones diluidas de ácido nítrico y ácido sulfúrico en la lluvia y la nieve.

deposición por vía seca Agentes contaminantes, principalmente dióxidos de azufre y oxidos de nitrógeno, que vuelven a la tierra en forma de materia particulada y gases transportados por el aire, que introducen materia acídica en la tierra y en la superficie del agua.

deposición seca Nutrientes traídos a un ecosistema mediante partículas transportadas por el aire y aerosoles.

depredación Relación en la cual un organismo vivo sirve como fuente de alimentación para otro.

depredación clave Tipo de depredación básica para la organización de la comunidad; el depredador mejora la situación de uno o más de sus competidores inferiores al reducir la abundancia del competidor superior.

depresión por endogamia Efectos perniciosos de la endogamia.

depresión por exogamia Hibridación entre dos poblaciones, cada una adaptada a diferentes ambientes, que destruye los complejos de genes coadaptados y hace que los descendientes no se adapten adecuadamente a las condiciones locales. .

deriva genética Fluctuación aleatoria en la frecuencia alélica a lo largo del tiempo, debido al azar por sí solo, sin ninguna influencia de la selección natural; importante en poblaciones pequeñas.

descomponedor Organismo que obtiene energía de la degradación de la materia orgánica muerta en sustancias más simples y compuestos orgánicos; de manera más precisa se refiere a bacterias y hongos.

descomposición Desintegración de las sustancias orgánicas complejas en otras más simples y hasta compuestos inorgánicos.

descomposición microbiana Procesos de descomposición llevados a cabo por bacterias y hongos que se encuentran involucrados en la inmovilización y mineralización de nutrientes.

descuentos Suma y comparación de costes y beneficios que tienen lugar en diferentes puntos temporales; una principal fuerza impulsora en la economía de gestión de recursos; a menudo se opone a los objetivos de la gestión sostenible de recursos.

desertificación Proceso de formación o expansión del desierto como consecuencia del cambio climático, una mala gestión del suelo, o ambos.

desnitrificación Reducción de nitratos a nitrógeno molecular por los microorganismos.

desplazamiento de carácteres El principio por el cual dos especies se diferencian más cuando están juntas que cuando están geográficamente separadas.

desviación estándar Medida estadística que cuantifica la dispersión de los valores alrededor de la media, en una distribución normal.

detritus Materia procedente de los organismos, de fresca a parcialmente descompuesta.

detrívoro Organismo que se alimenta de materia orgánica muerta; habitualmente se aplica a los organismos que se alimentan de detritus y que no son bacterias ni hongos.

diagrama rango-abundancia Gráficos de abundancia relativa de cada especie, definida como el orden de las especies desde la más abundante a la menos abundante.

diámetro a la altura del pecho, dbh Diámetro de un árbol medido a una altura de 1,4 m desde el nivel del suelo.

diapausa Periodo de letargo, habitualmente estacional, en el ciclo de la vida de un insecto, en el que cesan el crecimiento y el desarrollo, y el metabolismo disminuye en gran medida.

difusión Movimiento espontáneo de partículas gaseosas o líquidas desde un área de alta concentración hasta otra área de baja concentración.

dimorfismo Que existen dos formas estructurales, dos formas de color, dos sexos o similar.

dimorfismo sexual Aparición de diferencias morfológicas que no son las características sexuales primarias que distinguen a los machos de las hembras en una misma especie.

dinámica poblacional Estudio de los factores que influyen en el número y densidad de las poblaciones en el tiempo y el espacio.

dioicos Plantas con órganos reproductivos masculinos y femeninos separados en individuos diferentes; compárese con monoico.

diploide Que posee cromosomas en pares homólogos, o dos veces el número aploide de cromosomas.

disolución Líquido que constituye una mezcla homogénea de dos o más sustancias.

dispersión Abandono del área de nacimiento o actividad por otra área; distribución de los organismos pertenecientes a una población sobre un área.

distribución Disposición de los organismos en un área, región o grandes zonas.

distribución aleatoria Distribución que no presenta ningún patrón de orden; la ubicación de cada individuo es independiente de la de los demás.

distribución en clases de edad Proporción de individuos de cada grupo de edades en un año cualquiera. Véase también estructura de edades.

distribución estable en clases de edad Proporción constante de individuos de distintas clases de edad dentro de una población, a medida que ocurren cambios poblacionales.

distribución estacionaria en clases de edad Forma especial de distribución estable en clases de edad, en la cual la tasa de natalidad se iguala a la tasa de mortalidad y la distribución en clases de edad permanece fija.

distribución regular Patrón de distribución en el que los individuos están mucho más separados unos de otros de lo que se esperaría por azar; poca dispersión

distrófico Término aplicado a un cuerpo de agua con un alto contenido de materia orgánica o húmica, a menudo con una alta productividad litoral-bentónica, y una baja productividad del plancton.

diversidad Abundancia de distintas especies en una ubicación determinada; riqueza de especies.

diversidad alfa Variedad de organismos que se dan en un determinado lugar o hábitat, compárese con diversidad beta y diversidad gamma.

diversidad beta Variedad de organismos que ocupan diferentes hábitats de una región; diversidad regional, compárese con diversidad alfa y diversidad gamma.

diversidad de alturas del follaje Medida del grado de formación de capas o de estratificación vertical del follaje en un bosque.

diversidad de especies Medida que relaciona el número de individuos de cada especie que están presentes en un hábitat con el número de especies de ese hábitat.

diversidad gamma Diferencias entre hábitats similares en regiones ampliamente separadas.

diversidad local El número de especies en un área pequeña de hábitat homogéneo. También se denomina diversidad alfa.

diversidad regional Número total de especies observadas en todos los hábitats de una región geográfica. También se denomina diversidad gamma.

dominancia En una comunidad, control sobre las condiciones ambientales impuesto por el número, densidad o forma de crecimiento de una o más especies que ejerce una influencia sobre las especies asociadas; en una población, orden jerárquico de comportamiento que confiere a los individuos de rango superior una prioridad en el acceso a los recursos esenciales; en genética, la capacidad de un alelo de enmascarar la expresión de una forma alternativa del mismo gen cuando se dan en heterocigosis.

dominancia incompleta Expresión física de los heterozigotos individuales intermedia entre la de los heterozigotos.

dominancia social Dominación física de un organismo sobre otro, que generalmente se mantiene por medio de alguna manifestación de comportamiento agresivo. .

dominante Población que posee la dominancia ecológica en una comunidad determinada y que por tanto gobierna el tipo y la abundancia de las otras especies en la comunidad.

duración crítica del día La duración del período de luz del día, específico para cualquier especie dada, que desencadena una respuesta de día largo o día corto en los organismos.

ecoclina Gradiente geográfico de comunidades o ecosistemas producido por las respuestas de la vegetación frente a gradientes ambientales de lluvias, temperaturas, concentraciones de nutrientes y otros factores.

ecología El estudio de las relaciones entre los organismos y su ambiente natural, vivo e inerte.

ecología de comunidades Estudio del componente vivo de los ecosistemas; descripción y análisis de los patrones y procesos dentro de la comunidad.

ecología de la conservación Campo sintético que aplica principios de la ecología, la biogeografía, la genética de las poblaciones, la economía, la sociología y otras disciplinas al mantenimiento de la diversidad biológica; también llamada biología de la conservación.

ecología de la restauración Aplicación de los principios del desarrollo y función de los ecosistemas a la restauración y gestión de los terrenos alterados

ecología de los ecosistemas El estudio de los sistemas naturales con énfasis en el flujo de energía y la circulación de nutrientes.

ecología de poblaciones Estudio del modo en que las poblaciones crecen, fluctúan, se dispersan e interactúan intraespecífica e interespecíficamente.

ecología de sistemas compartimentos unidos por flujos de energía y nutrientes.

ecología del comportamiento El estudio del comportamiento de un organismo en su hábitat natural.

ecología del paisaje Estudio de la estructura, función y cambios en un paisaje heterogéneo compuesto por ecosistemas que interaccionan.

ecología evolutiva Estudio integrado de evolución genética, selección natural y de las adaptaciones dentro de un contexto ecológico; interpretación evolutiva de la ecología de poblaciones, comunidades y ecosistemas.

ecología fisiológica Estudio del funcionamiento fisiológico de los organismos en relación con el medio en que viven.

ecología global El estudio de los sistemas ecológicos a escala global.

ecología química Estudio de la naturaleza y uso de sustancias químicas producidas por los organismos.

economía ambiental Estudio de los problemas ambientales y la incorporación de principios económicos en el proceso de toma de decisiones del medio ambiente.

ecosistema La comunidad biótica y su ambiente abiótico en su función como sistema.

ecotipo Subespecies o razas adaptadas a un conjunto particular de condiciones ambientales.

ecotono Zona de transición entre dos comunidades estructuralmente diferentes; bordes anchos que forman una zona de transición entre parcelas contiguas.

ectomicorriza Asociación mutualista entre hongos y raíces en la cual el hongo forma una cubierta que envuelve el exterior de las raíces.

ectoparásito Parásito, como por ejemplo la pulga, que vive entre el pelo, el plumaje o la piel del hospedador.

ectotermia Determinación de la temperatura corporal por las condiciones térmicas externas principalmente.

edáfico Relativo al suelo.

efecto Allee Reducción de la supervivencia o reproducción en poblaciones de baja densidad.

efecto de borde Respuesta de los organismos, y de los animales en particular, a las condiciones ambientales creadas por el borde.

efecto de Coriolis Consecuencias físicas de la ley de conservación de momento angular; como resultado de la rotación de la Tierra, un objeto en movimiento vira hacia la derecha en el hemisferio norte y hacia la izquierda en el hemisferio sur.

efecto filtro Corredores que constituyen rutas de dispersión de algunas especies pero restringen el movimiento de otras.

efecto fundador Efecto de iniciar una población con un pequeño número de individuos, los cuales suelen contener una pequeña, y a menudo sesgada, muestra de la variación genética de la población parental; puede surgir una nueva población marcadamente diferente.

efecto invernadero Absorción selectiva de energía por parte del dióxido de carbono presente en la atmósfera, el cual permite el paso a través suyo de la energía de longitud de onda corta pero que absorbe longitudes de onda más largas y refleja el calor de vuelta hacia la Tierra.

efecto salvamento Aumento del tamaño de una población y disminución del riesgo de extinción debido a un incremento de inmigración dentro de la población.

eficiencia de asimilación Proporción de asimilación de la ingestión; medida de eficacia con la cual un consumidor extrae energía del alimento.

eficiencia de consumo Razón de la ingestión frente a la producción o energía disponible; define la cantidad de energía disponible que se consume.

eficiencia de producción Razón entre la producción y la asimilación; medida de la eficiencia de un consumidor para incorporar la energía asimilada a la producción secundaria.

eficiencia ecológica Porcentaje de biomasa producida por un nivel trófico que es incorporada como biomasa en el siguiente nivel trófico superior.

eficiencia en el uso del agua Razón entre la producción primaria neta y la transpiración de agua en una planta.

eficiencia genética Contribución genética de un individuo a las generaciones futuras a través de sus descendientes.

eficiencia trófica Relación entre la productividad de un nivel trófico determinado y el nivel trófico del que se alimenta.

egestión Eliminación del material alimenticio no digerido.

El Niño-Oscilación Sur Evento global causado por interacciones a gran escala entre el océano y la atmósfera.

elementos traza Elemento químico que aparece y que se requiere en pequeñas cantidades; véase micronutriente.

eliosoma Tejido brillante, con aceites, que atrae a las hormigas y que se localiza sobre la cubierta de las semillas de muchos vegetales.

emigración Desplazamiento permanente fuera de un área por parte de una población

empalizada Células que rodean pequeños haces vasculares en las hojas de las plantas vasculares.

endémico Restringido a una determinada región.

endogamia Apareamiento entre parientes cercanos.

endoparásito Parásito que vive dentro del cuerpo del hospedador.

endotermia Regulación de la temperatura corporal por medio de la producción interna de calor; permite el mantenimiento de una diferencia apreciable de temperatura entre el interior del cuerpo y el exterior.

energía Capacidad de realizar trabajo.

energía cinética Energía asociada al movimiento; realiza trabajo a expensas de la energía potencial.

energía potencial Energía disponible para realizar un trabajo.

enfermedad Cualquier desviación de un estado normal de salud.

enfriamiento adiabático Disminución en la temperatura del aire cuando una masa en ascensión de aire cálido se enfría debido a que se expande (utiliza energía), y no por cesión de calor al aire circundante; la tasa de enfriamiento es de aproximadamente 1 °C/100 metros para el aire seco y de 0,6 °C/100 m para el aire húmedo.

entisoles Suelos minerales embriónicos cuyo perfil está tan solo iniciando su desarrollo; típicos de depósitos dejados por el viento o inundaciones recientes, carecen de diferenciación en horizontes..

entradas Flujo de energía y de nutrientes desde el ambiente circundante hacia un ecosistema.

entropía Transformación de la materia y de la energía a un estado más desorganizado y aleatorio.

epidémico Propagación rápida de una enfermedad bacteriana o vírica en una población humana; compárese con epizoótico.

epifauna Animales bénticos que viven sobre, o se mueven sobre, la superficie de un sustrato.

epífito Vegetal que vive enteramente sobre la superficie de otros vegetales, obteniendo sostén pero no nutrientes ellos.

epiflora Vegetales bénticos que viven sobre la superficie de un sustrato.

epilimnion Capa superior de agua, más cálida y oxigenada de un lago u otro cuerpo de agua, habitualmente estacional.

epizoótico Propagación rápida de una enfermedad vírica o bacteriana en una población densa de animales.

equilibrio hídrico Mantenimiento del equilibrio de agua entre los organismos y el ambiente que los rodea.

equitatividadMedida del grado de igualdad en la distribución de la abundancia de las especies; la equitatividad máxima se da cuando todas las especies de la comunidad presentan el mismo número de individuos.

equitatividad de especies Componente del índice de diversidad de las especies; medida de la distribución de los individuos entre el total de especies que ocupan un área determinada.

erosión laminar Transporte de material del suelo, procedente de las laderas, mediante una capa fina y laminar de agua corriente.

escala Nivel de resolución dentro de las dimensiones de tiempo y espacio; proporción espacial a modo de razón entre la distancia de un mapa y la distancia real.

esfuerzo de recolección Método de abordar la cuestión de la explotación de las poblaciones a través del manejo o el control de los esfuerzos de caza, por medios tales como el control de las estaciones o periodos de caza, o de la limitación del número de capturas permitidas.

esfuerzo reproductivo Proporción de los recursos que un organismo dedica a la reproducción.

especiación Separación de una población en dos o más poblaciones reproductivamente aisladas.

especiación abrupta Aparición espontánea de nuevas especies, sobre todo por medio de poliploidía.

especiación alopátrica Separación de una población en dos o más unidades evolutivas debido a alguna barrera geográfica que provoca un aislamiento reproductivo.

especiación simpátrica Aparición de una nueva especie dentro de una población o dentro de la zona de dispersión de una población.

especie biológica Grupo de poblaciones que potencialmente se pueden entrecruzar y que están reproductivamente aisladas de todas las demás poblaciones.

especie clave Especie cuyas actividades ejercen un papel significativo en la determinación de la estructura de la comunidad.

especie en equilibrio Especie cuya población está en equilibrio con los recursos y mantiene una densidad estable.

especie exótica La que no es nativa del sitio en el que se la encuentra.

especie foránea Especie no nativa o endémica de una zona.

especie invasiva Una especie no nativa que coloniza con éxito un área alterada o nicho vacío, se expande, y desplaza a las especies nativas asociadas.

especie morfológica Especie descrita como monotípica, que posee poca variación en su patrón de color, estructura, proporción y otras características; la especie de la «guía de campo».

especies de interior Organismos que requieren grandes áreas de hábitat, aun cuando sus territorios de movimiento puedan ser pequeños.

especies del borde Especies que están exclusivamente restringidas al ambiente del borde.

especies insensibles a la zona Especies que habitan en parcelas de hábitat de cualquier tamaño.

especies oportunistas Organismos capaces de explotar hábitats o condiciones fluctuantes.

especies pioneras Plantas que invaden lugares alterados o que aparecen en los estadios iniciales de la sucesión

especies tardías de la sucesión Especies de larga vida y adaptadas a la competencia con otras especies, que reemplazan a las especies tempranas de la sucesión.

especies tempranas de la sucesión Especies caracterizadas por elevadas tasas de dispersión, capacidad para colonizar lugares perturbados, corta esperanza de vida e intolerancia a la sombra en los vegetales.

esperanza de vida El número medio de años que vivirán en el futuro los miembros de una población.

espiral de nutrientes En ecosistemas de aguas corrientes, el proceso combinado de reciclaje de nutrientes y el transporte aguas abajo.

espiral de nutrientes Mecanismo de retención de nutrientes en ecosistemas de aguas corrientes, en el cual están implicados los procesos interdependientes del reciclaje de nutrientes y el transporte aguas abajo.

espodosol Suelo caracterizado por la presencia de un horizonte en el que concentra o precipita materia orgánica y óxidos amorfos de aluminio y hierro ; incluye los suelos podsólicos.

estacionalidad Repetición cíclica de fenómenos biológicos que se producen en cada estación.

estepa Nombre que designa a las praderas eurasiáticas que se extienden desde el este de Europa hasta el oeste de Siberia y China.

estequiometría Rama de la química que trata las relaciones cuantitativas de los elementos en combinación.

estivación Período de inactividad o latencia en los animales a lo largo de la estaciones secas o en períodos de sequía.

estocasticidad ambiental Variaciones aleatorias en el ambiente con un efecto directo en las tasas de mortalidad y natalidad.

estocasticidad demográfica Variaciones aleatorias de las tasas de mortalidad y natalidad que suceden en una población de año en año.

estomas Poros de las hojas o los tallos de una planta que permiten el intercambio de gases entre los tejidos internos y la atmósfera.

estratega de la R Especie de vida corta con una elevada tasa de reproducción en densidades bajas de población; se caracteriza por un tamaño corporal relativamente reducido, una tasa de crecimiento rápido, un gran número de descendientes y falta de cuidado parental.

estrategas de la K Una especie competitiva con una población estable de tasa de crecimiento lenta, de individuos longevos, que producen relativamente pocas crías o semillas, y que proporcionan cuidados paternales.

estrategia de aprovisionamiento Modo en el cual los animales buscan alimento y distribuyen su tiempo y esfuerzo para obtenerlo.

estratificación División de una comunidad acuática o terrestre en capas o estratos diferenciados según la temperatura, humedad, luz, estructura vegetativa y otros factores similares, creándose zonas para los diferentes tipos de plantas y animales.

estratificación vertical Disposición en capas de las condiciones físicas y la biota en una comunidad

estructura de edades Número o proporción de individuos en cada grupo de edad dentro de una población.

estructura del suelo) Ordenación y distribución de las partículas y agregados del suelo.

estructura metapoblacional continente-isla Una única parcela del hábitat (continente) es la fuente dominante de individuos que emigran hacia otras parcelas del hábitat (isla) dentro de una red de metapoblaciones.

estructura trófica Organización de una comunidad, basándose en el número de niveles tróficos o de transferencia de energía.

estructura vertical Disposición en capas de vegetación en comunidades terrestres y acuáticas.

estuario Zona parcialmente cerrada en forma de bahía donde se juntan y mezclan aguas dulces y marinas.

estudio de campo Estudio controlado experimentalmente llevado a cabo en un ambiente natural en lugar de en el laboratorio.

eutrofía Condición de ser rico en nutrientes.

eutrófico) Término aplicado a un cuerpo de agua con un alto contenido de nutrientes y alta productividad.

eutrofización Enriquecimiento en nutrientes de un cuerpo de agua; se llama eutrofización cultural cuando es acelerada por la introducción de cantidades masivas de nutrientes a consecuencia de la actividad humana.

eutrofización cultural Enriquecimiento acelerado de nutrientes en los medios acuáticos debido a un fuerte influjo de contaminantes que produce cambios importantes en la vida animal y vegetal.

evaporación Pérdida de vapor de agua desde el suelo o aguas abiertas, o desde cualquier otra superficie expuesta al aire.

evapotranspiración Suma de la pérdida de humedad por evaporación a partir de las superficies del suelo y el agua, y de la transpiración de las plantas.

evapotranspiración potencial Cantidad de agua que sería transpirada bajo condiciones óptimas constantes de humedad del suelo y de cubierta vegetal.

evitación de la sequedad Capacidad de un vegetal de escapar a los períodos secos mediante la entrada en letargo o la supervivencia como semilla.

evolución Cambio en la frecuencia génica a través del tiempo como resultado de la selección natural, que produce cambios acumulativos en las características de una población.

evolución convergente Desarrollo de características similares en especies diferentes que viven en diferentes áreas pero en similares condiciones ambientales.

exogamia Producción de descendientes mediante la fusión de gametos genéticamente poco relacionados.

explotación forestal de preservación Véase explotación forestal semillera.

explotación forestal semillera Método de explotación forestal en el que un pequeño número de árboles se deja en el lugar (sin talar) para proporcionar una fuente de semillas para la regeneración natural de la población.

exterioridades Acción de un individuo o un grupo que afecta al bienestar de otro individuo, pero sus costes relevantes no se reflejan en los precios de mercado.

facilitación Situación en la que una especie se beneficia con la presencia o acción de otras.

facultativo Capaz de realizar un ajuste óptimo frente a diferentes condiciones ambientales.

fecundidad Capacidad potencial de un organismo para producir huevos o crías; tasa de producción de descendientes por hembra.

fenotipo Expresión material de una característica de un organismo, determinada tanto por su constitución genética como por el medio.

fermentación Descomposición de carbohidratos y de otros tipos de materia orgánica bajo condiciones anaeróbicas.

feromona Sustancia química, liberada por un organismo, que influye sobre el comportamiento de otros individuos de la misma especie.

fijación de nitrógeno Transformación del nitrógeno atmosférico en otras formas químicas que puedan ser utilizadas por los organismos.

fitoplancton Plantas flotantes y de tamaño reducido que viven en los ecosistemas acuáticos; vegetales planctónicos.

flotabilidad El poder que posee un líquido para ejercer una fuerza ascendente sobre un cuerpo sumergido en él.

flujo Movimiento de energía desde una fuente a un sumidero o recipiente.

flujo génico Intercambio de material genético entre especies.

formación vegetal Unidad de vegetación que es básicamente homogénea en todas sus capas, y difiere de los tipos de vegetación adyacentes tanto cualitativa como cuantitativamente.

fotoinhibición La ralentización o detención de un proceso de la planta debido a la luz.

fotoperiodismo Respuesta de los animales y las plantas a los cambios en la duración relativa de la luz y la oscuridad

fotosíntesis Utilización que hacen las plantas de la energía de la luz para convertir dióxido de carbono y agua en monosacáridos.

fotosíntesis neta La diferencia entre la tasa de absorción de carbono en la fotosíntesis y la pérdida de carbono en la respiración.

fragmentación Reducción de una gran área de hábitat en fragmentos pequeños y dispersos; reducción de las hojas y de otros tipos de materia orgánica en pequeñas partículas.

franja infralitoral Región por debajo de la región litoral del mar.

franja supralitoral Zona más alta de la costa intermareal, limitada en su zona inferior por el límite superior de las bellotas de mar y en su zona inferior por el límite superior de los caracoles de *Littorina*.

fraticidio Muerte de una cría por parte de otra, descendientes ambas de los mismos padres.

freatófito Tipo de planta que suele obtener su suministro de agua a partir del agua subterránea.

frecuencia En ecología del paisaje, el número principal de perturbaciones que ocurren en un intervalo de tiempo; en ecología de comunidades, la proporción de parcelas de muestra en que se da una determinada especie, en relación con el número total de parcelas de muestra; la probabilidad de encontrar la especie en cualquier parcela de muestra.

frecuencia génica Abundancia relativa de los diferentes alelos portados por un individuo o población; frecuencia alélica.

frecuencia genotípica La proporción de los distintos genotipos en una población; compárese con frecuencia génica.

frugívoro Organismo que se alimenta de fruta.

fuego a ras de suelo Fuego que consume materia orgánica hasta el nivel del sustrato mineral o roca desnuda.

fuego de las copas Fuego que se propaga por las copas de los árboles.

fuego superficial Fuego que se alimenta de la capa de hojarasca de bosques y praderas.

gas de efecto invernadero Gas que absorbe radiación de onda larga y que por tanto contribuye al efecto invernadero cuando está presente en la atmósfera; incluye vapor de agua, dióxido de carbono, metano, óxidos nitrosos y ozono.

Gelisol Suelo que contiene permafrost en los 200 centímetros de la superficie del suelo; se caracteriza más por un frío perenne que por horizontes de diagnóstico.

gen Unidad de material hereditario; más específicamente, una pequeña unidad de la molécula de ADN, codificada para que una proteína específica produzca uno de los muchos atributos específicos de una especie.

gen dominante Un alelo que está expresado tanto en estado homocigótico como heterocigótico.

gen recesivo Se aplica a un alelo cuyo efecto fenotípico se expresa en el estado homocigótico y se enmascara en presencia de un alelo en los organismos heterocigotos para ese gen.

genete Individuo genético que surge de un huevo fertilizado único.

genética de poblaciones Estudio de los cambios en la frecuencia genética y en los genotipos de las poblaciones.

genotipo Constitución genética de un organismo.

gestión integral de plagas Aproximación holística al control de plagas que considera los aspectos sociales, económicos, ecológicos y biológicos; el objetivo es controlar las plagas antes de que ocurran las explosiones demográficas.

gleyzación Proceso que se da en suelos anegados en los cuales el hierro, debido al inadecuado suministro de oxígeno, se reduce a compuestos ferrosos, los cuales confieren una coloración o jaspeado gris pálido o azulado a los horizontes.

gradiente adiabático Tasa a la cual una masa de aire pierde temperatura al elevarse, cuando no gana ni pierde calor de fuentes externas.

gradiente ambiental Tasa a la cual la temperaturas decrece con la altitud; Véase gradiente adiabático.

gremio Grupo de poblaciones que utiliza un gradiente de recursos de una forma similar.

hábitat Lugar donde vive una planta o animal.

hábitat fuente Área de un hábitat en la que una subpoblación de una especie produce más individuos que los necesarios para mantenerse, contribuyendo así a la emigración.

hábitat sumidero Área de un hábitat que recibe inmigrantes de un hábitat fuente, pero cuya subpoblación disminuye continuamente en tamaño debido a la mortalidad y al escaso éxito reproductivo sin la inmigración continua de individuos sobrantes de dicho hábitat fuente.

halófita Planta terrestre adaptada morfológica o fisiológicamente a crecer en suelos ricos en sales.

haploide Que posee un conjunto simple de cromosomas sin homólogo en cada núcleo celular.

hemiparásito Planta parásita que tiene clorofila, lleva a cabo la fotosíntesis, pero que obtiene algunos nutrientes de su anfitrión.

herbivorismo Alimentación a base de vegetales.

herbívoro Organismo que se alimenta de tejido vegetal.

hermafrodita Organismo que posee los órganos reproductivos de ambos sexos.

hermafrodita secuencial Organismo individual que cambia su sexo de femenino a masculino y viceversa en algún momento de su ciclo vital.

hermafrodita simultáneo Organismo que posee tanto órganos sexuales masculinos y femeninos al mismo tiempo, en su ciclo vital.

heterocigoto Que contiene dos alelos diferentes de un gen, uno de cada padre, en los loci correspondientes de un par de cromosomas.

Heterogeneidad Estado de mezcla en su composición, puede referirse a condiciones ambientales o genéticas.

heterotermo Organismo que durante parte de su ciclo de vida se vuelve bien endotermo o ectotermo; los endotermos en hibernación que se vuelven ectotermos, y los insectos que buscan alimento como las abejas se vuelven endotermos en los períodos de actividad; se caracterizan por cambios repetidos, drásticos y rápidos en la temperatura corporal.

heterótrofos Organismos que no son capaces de producir su propio alimento a partir de materia inorgánica y por lo tanto dependen de otros organismos, vivos y muertos, como fuente de energía y nutrientes.

hibernación Letargo invernal de los animales, caracterizado por una gran disminución en el metabolismo.

híbrido Animal o vegetal que resulta del cruce entre padres genéticamente diferentes.

hidroperíodo En los humedales, la duración, frecuencia, profundidad y estación de inundación.

hifa Filamento del cuerpo vegetativo o talo de un hongo.

hiperosmótico Concentración de sales en el tejido corporal más elevada que en el agua circundante.

hipertermia Aumento en la temperatura corporal para reducir las diferencias térmicas entre un animal y un ambiente caliente, de manera que se reduce la tasa de flujo de calor hacia el interior del cuerpo.

hipertrófico Condición de los lagos que han recibido una cantidad excesiva de nutrientes, convirtiéndolos en elevada y forzadamente eutróficos; compárese con eutrófico.

hipervolumen El espacio multidimensional del nicho de una especie; compárese con nicho.

hipolimnion Estrato profundo de un lago, con aguas frías y pobres en oxígeno, situado por debajo de la termoclina.

hipoosmótico Concentración de sales en el tejido corporal más reducida que en el agua circundante.

hipótesis Explicación que se propone para un fenómeno; debe ser comprobable para aceptarla o rechazarla sobre la base de la experimentación.

hipótesis de las perturbaciones intermedias El concepto de que la diversidad de especies es mayor en aquellos hábitats en los cuales se experimenta una cantidad moderada de alteraciones, lo que permite la coexistencia de especies tempranas y tardías de la sucesión.

hipótesis nula Aserción de la ausencia de diferencias entre conjuntos de valores que se formula para su comprobación estadística.

histosol Suelo caracterizado por el alto contenido de materia orgánica.

homeostasis Mantenimiento de condiciones casi constantes en el funcionamiento de un organismo o en la interacción entre los individuos de una población.

homeotermia Regulación de la temperatura corporal por medios fisiológicos.

homeotermo Animal con una temperatura corporal constante.

homocigoto Que contiene dos alelos idénticos de un gen en los loci en la pareja de cromosomas.

horizonte Zona o capa principal del suelo con sus características y estructura particular.

horizonte A Estrato superficial de un suelo mineral, caracterizado por un máximo nivel de acumulación de materia orgánica, actividad biológica y pérdida de materiales, como hierro, óxidos de aluminio y arcilla.

horizonte B Estrato de suelo situado debajo del horizonte A, caracterizado por una acumulación de silicatos, arcillas y óxidos de aluminio y hierro, y que posee una estructura en bloques o prismática.

horizonte C Estrato del suelo que se encuentra por debajo del solum (horizontes A y B), poco afectado por actividad biológica o por los procesos de formación del suelo.

horizonte de un suelo Estrato del desarrollo de un suelo, con características determinadas de espesor, color, textura, estructura, acidez, concentración de nutrientes, etc.

horizonte E Horizonte mineral caracterizado por la pérdida de arcilla, hiero o aluminio, y por la concentración de cuarzo y de otros minerales resistentes, en materiales arenosos y limosos; de color claro.

hospedador Organismo que proporciona alimento y otros beneficios a otro organismo de una especie diferente; habitualmente se refiere a un organismo explotado por algún parásito.

hospedador definitivo Hospedador en el cual un parásito se convierte en adulto y alcanza la madurez.

hospedador intermediario Anfitrión que alberga una fase de desarrollo de un parásito; el estadio o estadios infectivos solamente se pueden desarrollar cuando el parásito se independiza o pasa a su hospedador definitivo; compárese con hospedador definitivo.

humedad relativa Contenido de vapor de agua en el aire, a una determinada temperatura, expresado como un porcentaje de vapor de agua necesario para llegar a la saturación a la misma temperatura.

humedal Término general aplicado al hábitat de aguas abiertas y a los terrenos inundados de forma permanente o semipermanente; demarcar los límites de los humedales es controvertido debido a los conflictos con las demandas del uso del terreno.

humus Material orgánico derivado de la putrefacción parcial de la materia animal y vegetal.

imagen de búsqueda Imagen mental desarrollada en los depredadores, que les permite encontrar más rápidamente y concentrarse mejor en un tipo de presa común.

inceptisol Suelo mineral que tiene uno o más horizontes en los cuales los materiales minerales han sido meteorizados o eliminados que está aún en una fase de inicio de desarrollo de un perfil de suelo distintivo.

independencia de la densidad Que no es afectada por la densidad poblacional; la regulación del crecimiento no está ligada a la densidad poblacional.

índice de abundancia Estimaciones de poblaciones de animales derivada de la contabilización de signos y llamadas animales y ejemplares observados a lo largo de una ruta definida; útil para indicar las tendencias poblacionales de distintos años o hábitats.

índice de diversidad La expresión matemática de la riqueza de especies y su distribución en individuos en un área o comunidad dada.

índice de Simpson Medición de la probabilidad de que dos individuos de una muestra seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie.

índice de superficie foliar El área total de las hojas de una planta expuesta a energía lumínica en relación con el área de superficie de suelo bajo dicha planta.

infauna Organismos que viven dentro de un substrato.

infección Afección de enfermedad que surge cuando microorganismos patógenos entran en un organismo, se establecen y se multiplican.

infiltración) Movimiento descendente del agua hacia el interior del suelo.

inmigración Llegada de nuevos individuos a un hábitat o población.

inmovilización Paso de un elemento de una forma inorgánica a otra orgánica en tejidos microbianos o vegetales, imposibilitando la utilización del nutriente por otros organismos.

intensidad Medida de la proporción de la población o biomasa total de una especie que es eliminada por alguna alteración.

interceptación Captura de agua de lluvia llevada a cabo por la vegetación, desde donde luego se evapora y no llega a la tierra.

interespecífico Entre individuos de diferentes especies.

intervalo de cosecha Período de tiempo entre cosechas.

intolerante a la sombra Que crece y se reproduce mejor en condiciones de luz intensa; que tiene un crecimiento reducido y fracasa en la reproducción en condiciones de escasa iluminación.

intraespecífico Entre individuos de la misma especie.

inversión sexual Cambio en el funcionamiento sexual, de modo que un individuo que pertenece a un sexo se comporta como uno del sexo contrario.

ion Un átomo que se encuentra cargado eléctricamente como resultado de la pérdida o ganancia de uno o más electrones.

isoclina de crecimiento neto cero Isoclina que marca la tasa de crecimiento cero de una población.

iteroparidad Que produce múltiples descendientes a lo largo de la vida.

Krummholz Forma raquítica de los árboles característica de la zona de transición entre la tundra alpina y los bosques subalpinos de coníferas.

La Niña Fenómeno climático global caracterizado por vientos fuertes y corrientes oceánicas frías que fluyen hacia el oeste desde las aguas costeras de Sudamérica hacia el Océano Pacífico tropical.

laterización Proceso de formación de suelo en climas cálidos y húmedos, caracterizado por una oxidación intensa; da como resultado una pérdida de bases y un suelo altamente meteorizado compuesto de sílice.

lek Área de cortejo de una comunidad que utilizan los machos para atraer a las hembras y aparearse con ellas.

léntico Perteneciente a las aguas quietas, como lagos y estanques; una población se ve limitada por la menor cantidad necesaria de un nutriente esencial.

letargo Estado en el que cesa en crecimiento y en el que se suspende la actividad biológica aunque la vida se mantiene.

ley de Hardy-Weinberg Proposición que establece que las razones entre genotipos que resultan del apareamiento al azar en una población permanecen inalteradas de una generación a otra, suponiendo que la selección natural, la deriva genética y la mutación están ausentes.

ley del aclarado, 3/2 Las poblaciones vegetales con autoaclarado, sembradas con densidades lo suficientemente elevadas, se aproximan a y siguen una línea de aclarado con una pendiente de aproximadamente –3/2; por lo tanto, en una población en crecimiento, el peso de las plantas aumenta más rápidamente de lo que disminuye la densidad, hasta llegar a un punto en el que la pendiente cambia a un valor de –1.

liberación competitiva Expansión del nicho en respuesta a una reducción en la competencia interespecífica

liberación ecológica Expansión del hábitat o aumento en la disponibilidad de alimento como consecuencia de la liberación de una especie de la competencia interespecífica.

limnético Que pertenece a, o que vive en, las aguas abiertas de una charca o lago.

litosol Suelo que muestra poca o ninguna evidencia de desarrollo y que consiste en su mayor parte en fragmentos de roca meteorizados o en rocas prácticamente yermas.

lixiviación Disolución y lavado de los nutrientes del suelo, hojarasca y materia orgánica.

locus Lugar de un cromosoma ocupado por un gen específico.

lótico Perteneciente a las aguas corrientes.

luz visible Luz comprendida entre las longitudes de onda de 3.400 a 740 nanómetros.

macromutación Mutación a nivel de cromosoma.

macronutrientes Nutrientes esenciales que los animales y plantas necesitan en grandes cantidades.

macroparásito Cualquiera de los hongos, piojos, gusanos parásitos y similares que comparativamente muestran largos periodos de generación, se propagan por transmisión directa o indirecta, y que pueden implicar a hospedadores intermedios o vectores.

magnificación biológica Proceso por el cual los plaguicidas y otras sustancias se vuelven más concentrados en cada eslabón de la cadena biológica.

mala hierba Planta o alga que posee una tasa de dispersión elevada, que aparece de forma oportunista en terrenos o aguas alterados por la actividad humana y que generalmente compite por los recursos con las plantas cultivadas; planta o alga que crece en el lugar incorrecto.

mallee Comunidad arbustiva esclerófila de Australia; la mayoría de las especies son Eucalyptus.

manglar Pantano mangle

marea muerta Marea de escasa envergadura que se da en el cuarto creciente y el cuarto menguante de la luna, cuando la tierra, la luna y el sol están en ángulo recto.

marea viva Marea con un rango mayor que el promedio de mareas que se produce cada dos semanas, cuando la luna es llena o nueva; las mareas vivas máximas se producen cuando el sol y la luna están en un mismo plano que la Tierra; comparar con marea muerta.

marisma, marjal Comunidades de vegetación emergente, enraizadas en un suelo que se inunda y drena alternativamente por la acción de las mareas.

marjal Humedal dominado por vegetación gramínea como, por ejemplo, eneas y juncáceas.

matriz El tipo de uso de la tierra de fondo en mosaico, caracterizado por una cubierta extensa y alta conectividad.

máximo térmico crítico Temperatura a la cual la capacidad de un animal para moverse es tan reducida que no puede escaparse de las condiciones térmicas que lo conducirán a la muerte.

mecanismo de aislamiento Cualquier mecanismo fisiológico, estructural o de comportamiento que bloquea o inhibe el intercambio de genes entre dos poblaciones.

mecanismos de aislamiento precopulatorios Cualquier medio temporal, estructural, del hábitat o del comportamiento que evita el apareamiento entre individuos de diferentes especies.

meiofauna Organismos bénticos dentro del rango de tamaños de 2 a 0,1 mm; fauna intersticial.

meiosis Dos divisiones sucesivas de una célula gamética, con sólo una duplicación de los cromosomas, de manera que el número de cromosomas en las células hijas es la mitad del número diploide.

melatonina Hormona especial de los animales que sirve para medir el tiempo; asociada con el reloj biológico.

meseta homeostática Rango limitado por valores máximos y mínimos de tolerancias psicológicas en el que funciona un organismo.

mésico Moderadamente húmedo.

mesófilo Tejido especializado localizado entre las capas epidérmicas de una hoja; el mesófilo en empalizada consiste en células cilíndricas en ángulo recto con la epidermis superior, que contienen muchos cloroplastos; el mesófilo esponjoso se sitúa cerca de la epidermis inferior y posee células interconectadas, de morfología irregular, con grandes espacios intercelulares.

mesopelágico Zona pelágica carente de luz, en la posición superior.

metabolismo Reacciones químicas que ocurren en las células y que son las responsables de la rotura de las moléculas para la obtención de energía (catabolismo) y de la construcción de moléculas mucho más complejas a partir de moléculas más simples (anabolismo).

metalimnion Zona de transición de un lago entre el hipolimnion y el epilimnion; región de rápida disminución de la temperatura.

metapoblación Población dividida en conjuntos de subpoblaciones que se mantienen unidas por medio de la dispersión o de los movimientos de los individuos entre ellas.

metatrófico Que posee una cantidad moderada de nutrientes; etapa de un lago pobre en nutrientes que se está transformando en eutrófico.

meteorización Fragmentación física y química de la roca y sus componentes que se realiza al nivel de la superficie del suelo o por debajo de ella.

meteorización mecánica La ruptura de rocas y minerales, que no involucra reacciones químicas, llevada a cabo por los procesos de desintegración como la congelación, el fundido, y la presión.

meteorización química La acción de una serie de procesos químicos como la oxidación, hidrólisis, y reducción que operan en el nivel atómico y molecular para romper y reformar rocas y minerales.

micelio Masa de hifas que componen la porción vegetativa de un hongo.

micorriza Asociación de un hongo con la raíces de plantas superiores, que mejora la absorción por parte de las plantas de los nutrientes del suelo.

micorriza arbuscular vesicular, MVA forma de endomicorriza en la que el hongo penetra y crece en el interior de las células del hospedador y se extiende ampliamente en el suelo circundante.

microbívoro Organismo que se alimenta de microbios, especialmente en el suelo y la hojarasca.

microclima Clima a una escala muy local, que difiere del clima general de la zona; influye sobre la presencia y distribución de los organismos.

microflora Bacterias y algunos hongos que habitan en el suelo.

microhábitat Aquella parte del hábitat general que es utilizada por un organismo.

micromutación Mutación a nivel de un gen; mutación puntual.

micronutriente Nutriente esencial necesitado en muy pequeñas cantidades por las plantas o los animales.

microparásito Cualquiera de los virus, bacterias y protozoos, caracterizados por un pequeño tamaño, corto tiempo de generación y multiplicación rápida.

migración Movimiento intencional, direccional y a menudo estacional de los animales entre dos regiones o hábitats; implica la salida y regreso del mismo individuo; un viaje de ida y vuelta.

mimetismo Semejanza de un organismo con respecto a otro o a un objeto del ambiente, desarrollado para burlar a los depredadores.

mimetismo agresivo Semejanza de un depredador o parásito con una especie inofensiva para engañar a las presas potenciales.

mimetismo batesiano Semejanza de una especie sabrosa o inofensiva, la imitadora, con una especie de mal sabor o peligrosa, la modelo.

mineralización Descomposición microbiana, en forma de sustancias inorgánicas, del humus y de otros tipos de materia orgánica del suelo.

mirmecócoras Plantas que poseen sustancias atrayentes para las hormigas sobre la superficie que recubre sus semillas.

mirmecorismo Dispersión por hormigas.

mitosis División celular que implica la duplicación de los cromosomas, y que da como resultado dos células hijas con un número total completo de cromosomas, genéticamente los mismos que los de la célula madre.

modelo En ecología de sistemas y teórica, una abstracción o simplificación de un fenómeno natural, desarrollado para predecir un nuevo fenómeno o para arrojar nueva luz sobre los ya existentes; en asociación mimética, el organismo que es mimetizado por un organismo diferente.

modelo de facilitación Modelo de sucesión en el cual una comunidad prepara o «facilita» el camino para una comunidad futura.

modelo de inhibición Modelo de sucesión que propone que la vegetación dominante que ocupa un lugar previene contra la colonización de dicho lugar por otras plantas de la comunidad sucesional siguiente.

modelo de la redundancia Se refiere al efecto que produce la pérdida de especies en la estabilidad de un ecosistema. La perdida de algunas especies puede tener poco efecto debido a que otras especies pueden ampliar su papel y adoptar las funciones que dejaron vacantes las especies perdidas.

modelo de los remaches Idea de que la pérdida de una especie en un ecosistema es análoga a la pérdida de un remache en un avión. Cuando la pérdida alcanza cierto umbral, los efectos catastróficos son mayores.

modelo de tolerancia Modelo que propone que el desarrollo de una sucesión conduce a una comunidad compuesta de especies con la máxima eficiencia para explotar los recursos; los organismos colonizadores no producen un aumento ni una disminución de la tasa de reclutamiento o de crecimiento de los nuevos colonizadores.

modelo logístico de crecimiento poblacional, ecuación logística Expresión matemática para la curva de crecimiento poblacional en la cual la tasa de incremento disminuye linealmente a medida que aumenta el tamaño poblacional.

mollisol Suelo formado por calcificación; caracterizado por la acumulación de carbonato de calcio en los horizontes inferiores y por un alto contenido orgánico en los horizontes superiores.

monocultivo Plantación de una sola especie vegetal.

monogamia En animales, apareamiento y mantenimiento de una relación de pareja con un único miembro del sexo contrario en un mismo momento.

monoico Que posee órganos reproductivos masculinos y femeninos separados en estructuras florales diferentes de la misma planta; compárese con hermafrodita, dioico.

mosaico Patrón de parcelas, corredores y matrices en el paisaje.

mosaico cambiante Patrones de parcelas que cambian constantemente a medida que éstas atraviesan etapas sucesivas de desarrollo.

muestra Parte de una población sometida a una observación.

muestra aleatoria Cada uno de los elementos en una población tiene la misma probabilidad de ser seleccionado.

muestra aleatoria estratificada Muestras al azar que se toman en cada una de las subpoblaciones definidas.

muestreo sistemático Tipo de muestreo utilizado para determinar las variaciones dentro de una población. Aplicación de la teoría de sistemas y métodos generales de la ecología.

mutación Cambios transmisibles en la estructura de un gen o cromosoma.

mutualismo Relación entre dos especies de la cual ambas se benefician.

mutualismo defensivo Relación en la cual uno de los mutualistas parece proteger al otro de posibles daños.

mutualismo indirecto Situación en la cual una de las especies beneficia indirectamente a otra especie al reducir el tamaño de la población de su competidor más fuerte.

nanoplancton Plancton con un rango de tamaño entre 2 y 20 μm.

natalidad Producción de nuevos individuos en una población.

necton Animales acuáticos que son capaces de moverse según su voluntad en el agua.

nerítico Ambiente marino que abarca las regiones donde las masas de tierra se extienden hacia fuera como plataforma continental.

nicho Papel funcional de una especie en la comunidad, incluidas actividades y relaciones.

nicho efectivo Porción de espacio de nicho fundamental ocupada por una población que está sometida a competencia con poblaciones de otras especies; condiciones ambientales bajo las que una población sobrevive y se reproduce en la naturaleza.

nicho fundamental Rango total de las condiciones ambientales bajo las cuales una especie puede sobrevivir.

nitrificación Disgregación de los compuestos orgánicos que contienen nitrógeno, para formar nitritos y nitratos.

nivel de compensación Intensidad luminosa en que se compensan la fotosíntesis y la respiración, de manera que la producción neta es 0; en los sistemas acuáticos habitualmente la profundidad de penetración de la luz a la cual el oxígeno utilizado en la respiración iguala la cantidad de oxigeno producido por fotosíntesis.

nivel trófico Clasificación funcional de los organismos de un ecosistema según las relaciones alimentarias, empezando por los autótrofos de primer nivel, y pasando por los distintos niveles de herbívoros y carnívoros

nucleótido Compuesto formado por la unión de una base nitrogenada con un azúcar y ácido fosfórico; unidad estructural del ADN.

nutriente Sustancia que requiere un organismo para su crecimiento normal y sus actividades.

obligado Que no dispone de alternativas para responder a una condición particular o a una forma de vida.

oceánico Referido a regiones del mar con profundidades mayores de 200 m, que se encuentran más allá de la plataforma continental.

oligotrofia Condición pobre en nutrientes.

oligotrófico Término que se aplica a un cuerpo de agua pobre en nutrientes y con una productividad reducida.

omnipresente Que tiene una distribución geográfica ampliamente diseminada.

omnívoro Animal que se alimenta tanto de materia animal como vegetal.

organismo de días largos Animal o planta que requiere días largos (días con más de un cierto número de horas de luz) para florecer o acceder a una condición reproductiva.

organismo modular Organismo que crece por repetida iteración de sus partes, como ramas o raíces en una planta; algunas partes pueden separarse y llegar a ser física y fisiológicamente independientes.

organismo unitario Organismos, tales como artrópodos o vertebrados, cuyo crecimiento hasta llegar a adulto sigue un proceso determinado, al contrario de los organismos modulares cuyo crecimiento implica la repetición indeterminada de unidades estructurales.

organismos de días cortos Plantas y animales que inician la reproducción en condiciones de días cortos, es decir, aquellos cuya duración es menor de cierto tiempo máximo determinado.

ósmosis Movimiento de las moléculas de agua a través de una membrana con permeabilidad diferencial, en respuesta a un gradiente de concentración o de presión.

oxisol Suelo originado y desarrollado en condiciones entre semitropicales húmedas y tropicales, caracterizado por silicatos y óxidos hidrosos, arcillas, cuarzo residual, deficiencia en bases y una cantidad reducida de nutrientes para las plantas; originado por laterización.

paleoecologia Estudio de la ecología de comunidades pasadas, utilizando para ello el registro fósil.

pampas Praderas templadas de Sudamérica, dominadas por gramíneas en matas; gran parte de las pampas más húmedas actualmente albergan cultivos.

pantano Humedal arbolado en el cual el agua se encuentra cerca o por encima del nivel del suelo.

parasitismo Relación entre dos especies por la cual una se beneficia mientras que la otra resulta dañada (aunque no suele perecer por causa directa de esta relación).

parasitoide Larva de insecto que mata a su hospedador al consumir sus tejidos blandos antes de transformarse en pupa o llegar a adulto mediante la metamorfosis.

parcela Área de hábitat que difiere de su espacio circundante con recursos suficientes como para permitir que una población persista.

parcela fuente Área en la que una población de una especie se reproduce originando más individuos que los necesarios para el reemplazamiento; estos individuos emigran a otras áreas. Véase hábitat fuente.

parcela sumidero Área en la que la población de una especie puede mantenerse sólo por inmigración. Véase hábitat sumidero.

partenogénesis Desarrollo de un individuo a partir de un huevo que no ha sido fertilizado.

pelágico Referido al mar abierto.

PEP Enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa que cataliza la fijación de CO_2 en ácidos de cuatro carbonos, el malato y el aspartato.

percolación Movimiento del agua hacia abajo y hacia afuera a través del suelo subsuperficial, que suele continuar hacia abajo hasta el agua subterránea.

perenne Se aplica a los árboles y arbustos en los cuales no existe una pérdida de hojas estacional completa; existen dos tipos: de hojas anchas y coníferas.

perfil del suelo Disposición en capas, específico de los horizontes de un suelo.

perifiton En ecosistemas de agua dulce, organismos que están adheridos a los tallos y hojas de las plantas sumergidas; véase aufwuchs.

período de rotación Intervalo entre la recurrencia de un suceso perturbador; o intervalo entre cosechas de un cultivo, como en el caso de los árboles.

permafrost Suelo congelado de forma permanente en las regiones árticas.

permutación Cambio de dieta, por el cual se pasa de consumir una especie de presa menos abundante a una más abundante.

perturbación Un evento discreto en el tiempo que altera el ecosistema, comunidad o población, al cambiar los sustratos y la disponibilidad de los recursos.

picnoclina Capa en la columna de agua en la que se produce el mayor índice de cambios en la densidad para un cambio determinado en la profundidad.

pirámide de biomasa Representación esquemática de la biomasa a diferentes niveles tróficos de un ecosistema.

pirámide de energía Representación esquemática del flujo de energía a través de diferentes niveles tróficos.

pirámide de números Representación esquemática del número de organismos individuales presentes en cada nivel trófico en un ecosistema; la pirámide menos útil.

pirámide ecológica Representación gráfica de la estructura trófica y función de un ecosistema.

piromineralización Mineralización de los nutrientes de los compuestos orgánicos producida por el fuego.

plaga Animal que los humanos consideran no deseable; lo que se define como plaga varía con cada tiempo, lugar, circunstancia y actitud.

plancton Vegetales o animales de tamaño reducido, flotantes o con escasa capacidad para nadar que habitan en los ecosistemas de agua dulce o salada.

planta C_3 Cualquier planta que produce como primer paso en la fotosíntesis el compuesto de tres carbonos llamado ácido fosfoglicérico.

planta C_4 Cualquier planta que produce como primer paso en la fotosíntesis el compuesto de cuatro carbonos llamado ácido aspártico o málico.

planta CAM, metabolismo del ácido crasuláccico Vegetal (cactus u otras suculentas) que separa los procesos de absorción y fijación del dióxido de carbono cuando crece bajo condiciones de aridez; absorbe por la noche el dióxido de carbono gaseoso, cuando los estomas están abiertos y lo utiliza durante el día cuando los estomas están cerrados

plantas herbáceas con flor Plantas herbáceas distintas de gramíneas y juncáceas.

plantas indiferentes a la duración del día Plantas que no requieren de ningún fotoperíodo particular para florecer.

plasticidad fenotípica Capacidad de cambiar la forma bajo diferentes condiciones ambientales.

plataforma continental Superficie de un continente que se inclina suavemente hacia el mar, y se extiende hasta una profundidad de aproximadamente 200 m.

Pleistoceno Época geológica que se extiende desde hace unos 2 millones de años hasta hace unos 10.000 años, caracterizada por la actividad periódica de los glaciares; la Edad del Hielo.

pneumatóforo Raíz respiratoria erecta que sobresale en los suelos anegados; típica del ciprés de los pantanos y de los manglares

población Grupo de individuos de la misma especie que viven en un área definida y en un tiempo concreto

población estadística Conjunto de objetos de los que se puede extraer conclusiones.

población local Una subpoblación asociada con un fragmento de hábitat.

población mínima viable, PMV Tamaño de una población que, con una determinada probabilidad, asegurará la persistencia de la población por un determinado periodo de tiempo.

podsolización Proceso de formación de los suelos, por el que los ácidos lavan el horizonte A y el hierro, el aluminio, el sílice y la arcilla se acumulan en los horizontes más profundos.

poiquilotermia Variación de la temperatura corporal dependiente de las condiciones externas.

poiquilotermo Organismo cuya temperatura corporal varía según la temperatura de su entorno.

poliandria Apareamiento de una hembra con varios machos.

policultivo Plantación de varias especies vegetales.

poligamia Adquisición por un individuo de dos o varios compañeros sexuales, ninguno de los cuales está emparejado con otros individuos.

poliginia Apareamiento de un macho con varias hembras.

poliploide Posesión de un número de cromosomas tres o más veces mayor que el del número haploide.

poliploidía Condición de una célula o un organismo que tiene más cromosomas de los habituales.

pool genético La suma de todos los genes de todos los individuos de una población.

porcentaje de saturación básica El punto en que los lugares de intercambio de las partículas de suelo están ocupados por cationes básicos intercambiables o por cationes distintos del hidrógeno y el aluminio, expresado como un porcentaje del total de la capacidad de intercambio catiónico; comparar con capacidad de intercambio catiónico.

porcentaje de similitud Índice de similitud proporcional que tiene en cuenta el número de especies de cada comunidad, las especies en común de ambas comunidades y la abundancia de especies.

potencial acuoso Medida de la energía necesaria para desplazar las moléculas de agua a través de una membrana semipermeable; el agua tiende a desplazarse desde las áreas de potencial alto o menos negativo hacia las áreas de potencial bajo o más negativo.

potencial mátrico Tendencia del agua a adherirse a las superficies.

potencial osmótico Atracción del agua a través de una membrana; cuanto más concentrada esté una solución, menor será su potencial osmótico.

pradera anual Pradera californiana dominada por gramíneas anuales exóticas que reaparecen cada año para reemplazar a las gramíneas perennes nativas.

pradera de hierba alta Estrecho cinturón de gramíneas altas, que va hacia el norte y el sur, adyacente al bosque caducifolio del este de Norteamérica; su presencia se mantiene gracias a los incendios; está casi destruido debido a la agricultura.

pradera desértica Pradera de los climas secos y cálidos, con una pluviometría entre 200 y 500 milímetros, dominada por gramíneas en mata muy entremezcladas con otras especies de vegetación de tipo desértico.

pradera doméstica Praderas sembradas y mantenidas por los esfuerzos del hombre; lo que incluye campos de heno, pastos, campos de golf y césped.

pradera mixta Prados del centro de Norteamérica, caracterizados por una gran variación en las precipitaciones y por una mezcla en gran parte de especies de gramíneas altas y bajas de estaciones frías.

praderas de hierba baja Praderas situadas más al oeste de las Grandes Llanuras americanas, caracterizadas por precipitaciones poco frecuentes, baja humedad y vientos fuertes; predominan las gramíneas de raíces poco profundas y que forman tapetes.

precipitación Cualquier tipo de agua que cae sobre la superficie de la Tierra; incluye lluvia, nieve, granizo, aguanieve, niebla, neblina, llovizna y las cantidades medidas de cada una de ellas.

precoz En aves, aquellas que salen del huevo con plumón, los ojos abiertos y la capacidad para desplazarse; en los mamíferos, los que nacen con los ojos abiertos y con la capacidad de seguir a la madre, como los cervatillos y los becerros..

presión atmosférica Fuerza descendente que ejerce el peso de la atmósfera que recubre.

presión de vapor Valor de la presión que ejerce el vapor de agua, independientemente del aire seco.

presión de vapor a saturación Cantidad máxima de vapor de agua que puede contener un volumen de aire a una temperatura concreta.

presión osmótica Presión necesaria para evitar el paso de agua u otro solvente a través de una membrana semipermeable que separa un solvente de una solución.

presión selectiva Toda fuerza que actúe sobre los individuos de una población, y que determine qué individuos dejarán más descendencia que otros; marca una dirección en el proceso evolutivo.

primer nivel trófico Productores; organismos que fijan la energía que constituye la fuente básica de energía para los consumidores.

primera ley de la termodinámica La energía ni se crea ni se destruye; en cualquier transferencia o transformación no se produce ninguna ganancia o pérdida de energía total.

principio de exclusión competitiva Hipótesis que dice que cuando dos o más especies coexisten utilizando el mismo recurso una debe desplazar o excluir a la otra.

prioridad de nicho Obtención, por parte de una especie, de una parte de los recursos disponibles, dejando menos cantidad para las demás especies.

proceso adiabático Proceso en el cual ni se pierde ni se gana calor del exterior.

producción Cantidad de energía producida por un individuo, población o comunidad en una unidad de tiempo.

producción bruta primaria Energía que se fija por unidad de superficie a través de la actividad fotosintética de las plantas antes de ser respirada; el flujo de energía total en el nivel secundario no es producción bruta, sino más bien asimilación, ya que los consumidores utilizan el material producido previamente por los productores primarios con pérdidas respiratorias.

producción neta Acumulación de la biomasa total a lo largo de un determinado periodo de tiempo después de que se haya descontado la respiración de la producción bruta en el caso de las plantas, y de la energía asimilada en los organismos consumidores.

producción neta del ecosistema Diferencia entre producción primaria neta y pérdida de carbono a través de la respiración del consumidor y el descomponedor.

producción neta primaria Energía acumulada en la biomasa vegetal.

producción primaria Producción por parte de las plantas verdes a lo largo del tiempo

producción secundaria Producción efectuada por los organismos consumidores a lo largo del tiempo.

productividad Tasa de fijación o almacenamiento de la energía por unidad de tiempo; no debe confundirse con producción

productividad primaria Tasa de producción por la cual las plantas producen biomasa por unidad de área y unidad de tiempo.

productor primario Planta verde o bacteria quimiosintética que convierte la luz o la energía química en tejido vivo.

productores secundarios Organismos que obtienen su energía consumiendo tejidos animales o vegetales y fragmentando los compuestos de carbono asimilados.

profundidad de compensación En los ecosistemas acuáticos, la profundidad de la columna de agua en la cual la intensidad de luz que alcanza a las plantas es suficiente para que la fotosíntesis equilibre la tasa de respiración.

programa de nacimiento específico de la edad Número medio de descendientes de un individuo por unidad de tiempo, como función de la clase de edad.

promiscuidad Ejemplar de un sexo que se aparea con más de un ejemplar del sexo opuesto, cuya relación finaliza después del apareamiento.

proporción de superficie foliar Área total de las hojas partido por el peso total de la planta.

proporción sexual La razón entre el número de machos y el número de hembras en una población.

puente de hidrógeno Tipo de puente que se da entre un átomo de oxígeno o nitrógeno y un átomo de hidrógeno unido a oxígeno o nitrógeno en otra molécula; es el responsable de las propiedades del agua.

punto de compensación de la luz Profundidad de agua o nivel de luz en el cual se encuentran en equilibrio la fotosíntesis y la respiración.

punto de marchitamiento Contenido en agua del suelo en el cual las plantas se marchitan y ya no pueden recuperar su turgencia cuando se sitúan en una atmósfera húmeda y oscura; se mide mediante el secado en un horno

punto de marchitamiento permanente Punto en el cual el potencial acuoso del suelo y la conductividad llegan a valores tan bajos que las plantas son incapaces de extraer el agua necesaria para sobrevivir y se marchitan de forma permanente.

punto de rocío Temperatura a la cual se inicia la condensación de agua en la atmósfera.

punto de saturación de la luz Cantidad de luz a la cual las plantas alcanzan su máxima tasa de fotosíntesis.

radiación Transferencia de energía a través de rayos electromagnéticos.

radiación adaptativa Evolución a partir de un antecesor común hacia formas divergentes adaptadas a diferentes modos de vida.

radiación de onda larga Radiación infrarroja que ocurre en longitudes de onda más largas de 3 ó 4 micrones.

radiación fotosintéticamente activa, RFA Parte del espectro de radiación entre las longitudes de onda de 400 a 700 nm que utilizan las plantas para la fotosíntesis

radiación térmica Transferencia de calor por radiación de onda larga o infrarroja.

ramet Miembro individual de un clon vegetal.

ramoneadores Invertebrados de las corrientes que se alimentan de la cubierta de algas que crece sobre las rocas y otros sustratos.

rango de temperatura operativo Rango de temperaturas corporales en el cual los poiquilotermos llevan a cabo la actividad diaria.

rápido Tramo de un arroyo entre dos pozas, con aguas corrientes someras, rápidas y turbulentas.

raspadores invertebrados acuáticos que se alimentan de las algas que cubren las piedras y escombros en los arroyos. También denominados ramoneadores.

razas geográficas Grupos de poblaciones que se encuentran semiaisladas las unas de otras por alguna barrera extrínseca; compárese con subespecies.

razón raíz-brotes Proporción entre el peso de las raíces y el peso de las ramas de una planta.

reabsorción Véase retranslocación.

reacción endotérmica Reacción química que gana energía desde el ambiente.

reacción exotérmica Reacción química que libera calor al ambiente.

reclutamiento Adición de nuevos individuos a una población mediante la reproducción.

recombinación Intercambio de material genético entre grupos independientes de cromosomas y sus genes durante la producción de gametos, lo que permite una mezcla aleatoria de diferentes conjuntos de genes en la fertilización.

recurso Componente ambiental utilizado por un organismo vivo

recurso limitante Recursos o condiciones ambientales que limitan la abundancia y distribución de un organismo.

red trófica Estructura entrelazada formada por una serie de cadenas tróficas interconectadas.

regulación poblacional Mecanismos o factores internos a la población que causan una disminución de su densidad cuando ésta es elevada, y un incremento cuando la densidad es baja.

regularidad Nivel de equitatividad en la distribución de los individuos dentro de un grupo de especies; Véase equitatividad.

relación obligatoria Una relación simbiótica en la que uno de los simbiontes no tiene forma de sobrevivir ni reproducirse sin el otro.

reloj biológico Mecanismo interno de un organismo que controla los ritmos circadianos sin señales externas de tiempo.

rendimiento Individuos o biomasa retirada o cosechada de una población por unidad de tiempo.

rendimiento máximo sostenido La tasa máxima a la cual pueden ser cosechados o capturados los individuos de una población sin que se reduzca su tamaño; la producción de descendientes contrarresta las extracciones.

rendimiento óptimo Cantidad de material que puede ser extraído de una población para producir una máxima biomasa en base a un rendimiento sostenido.

rendimiento sostenido Rendimiento por unidad de tiempo igual a la producción por unidad de tiempo de una población explotada.

reproducción asexual Cualquier forma de reproducción, como por ejemplo, la gemación, que no implica la fusión de gametos.

reproducción selectiva Selección que hace el hombre de ejemplares animales o vegetales, que poseen un rasgo deseable y son cruzados con otros ejemplares que presentan los mismos rasgos, lo que da como resultado poblaciones de organismos con características específicas; análogo a la selección natural.

reproducción sexual Dos individuos producen gametos haploides (óvulo y esperma) que se combinan para formar una célula diploide.

reproducción vegetativa Reproducción asexual de los vegetales que se produce mediante órganos pluricelulares especializados, tales como bulbos, rizomas, tallos y otros similares.

reserva flotante Individuos de una población de una especie territorial que no poseen territorios ni parejas, pero son capaces de ocupar un territorio que queda vacante por la muerte de su propietario.

resistencia a la sequedad Suma de la tolerancia a la sequedad y de la evitación de la sequedad.

resistencia al frío Capacidad de una planta para resistir el estrés provocado por las bajas temperaturas sin sufrir daños.

respiración Asimilación metabólica de oxígeno, que se acompaña de la producción de dióxido de carbono y agua, liberación de energía y disgregación de compuestos orgánicos.

respuesta de agregación Comportamiento que muestran los consumidores, los cuales pasan la mayor parte del tiempo en las parcelas de alimentación con la mayor densidad de presas.

respuesta funcional Cambio en la tasa de explotación de una especie de presa por parte de un depredador en relación con el cambio en la densidad de la presa.

respuesta numérica Cambio en el tamaño de la población de depredadores en respuesta a un cambio en la densidad de su presa.

rete Red extensa de haces vasculares de pequeños vasos sanguíneos entrelazados que transportan sangre arterial y venosa y que actúa como mecanismo de intercambio de calor en mamíferos y en determinados peces y tiburones.

retranslocación Reciclado de nutrientes dentro de una planta.

retroalimentación negativa Control homeostático en el cual un incremento en alguna sustancia o actividad provoca en último término una inhibición o inversión de la dirección de los procesos que conducen al incremento.

retroalimentación positiva Control ejercido por un sistema que refuerza un proceso en la misma dirección que lleva.

riqueza Componente de la diversidad de las especies; el número de especies presentes un área determinada.

riqueza de especies Número de especies en un área determinada.

ritmo circadiano Ritmo endógeno de actividad fisiológica o de comportamiento de aproximadamente 24 horas de duración.

rizobios Bacterias que pueden vivir en mutualismo con plantas de mayor tamaño.

rizoma Tallo subterráneo horizontal que se ramifica y origina estructuras vegetativas.

rubisco Enzima de la fotosíntesis que cataliza la transformación inicial de CO_2 en azúcar.

rumiante Ungulado, con un estómago dividido en tres o cuatro compartimentos; en el primer compartimento, de mayor tamaño y denominado rumen, las bacterias fermentan la materia vegetal.

sabana Pradera tropical, generalmente salpicada de árboles y arbustos espaciados.

saciedad del depredador Mecanismo de defensa contra el depredador que implica la sincronización fisiológica del periodo de reproducción de las especies de presas, ya sean plantas o animales, para producir en un plazo breve de tiempo el mayor número posible de semillas o crías, mayor del que los depredadores puedan consumir, lo que permite que un mayor porcentaje de descendientes pueda escapar..

salidas Exportación de nutrientes y de energía desde un ecosistema al ambiente circundante.

salinidad Una medida de la cantidad total de las sustancias disueltas en agua, en partes por mil (0/00) por peso.

salinización El proceso de acumulación de sales solubles en el suelo, generalmente por un movimiento capilar hacia arriba, desde una fuente de aguas subterráneas.

saprófito Planta que obtiene su alimento de materia muerta animal o vegetal, pero principalmente de vegetales.

saturado Se refiere al aire que contiene la cantidad máxima posible de vapor de agua a una determinada temperatura y presión.

secuencia sucesional Patrón de colonización y extinción de vegetales, en un área determinada y a lo largo del tiempo; comparar con sera.

segunda ley de la termodinámica En cualquier proceso de transformación o transferencia de la energía, una parte de esa energía queda en una forma tal que no puede ser transferida con posterioridad.

selección Supervivencia o reproducción diferencial de distintos individuos en una población debido a la existencia de diferencias fenotípicas entre ellos.

selección de hábitat Respuestas conductuales de individuos de una especie, que incluyen determinados impulsos ambientales utilizados para elegir un entorno potencialmente apropiado.

selección direccional Selección que favorece a los individuos situados a un extremo del fenotipo en la población.

selección disruptiva Selección en la cual dos fenotipos extremos de la población dejan más descendientes que el fenotipo intermedio, el cual presenta una eficiencia menor.

selección estabilizadora Selección que favorece el fenotipo promedio en toda la distribución de fenotipos.

selección intersexual Selección de pareja, habitualmente por parte de la hembra.

selección intrasexual Competencia entre miembros del mismo sexo por una pareja, siendo más común entre los machos y estando caracterizada por luchas y exhibiciones.

selección natural Supervivencia y reproducción diferencial de los individuos que da como resultado la eliminación de los rasgos o características que no son buenos para una población.

selección sexual Selección de un sexo por parte de individuos del otro sexo basada en alguna característica específica o conjunto de características; generalmente se lleva a cabo mediante la conducta del cortejo.

selva lluviosa Bosque permanentemente húmedo de los trópicos; también se refiere al bosque de coníferas del noroeste del Pacífico, en Estados Unidos.

semejanza a objetos Una presa adopta la apariencia de algún otro elemento del medio ambiente como por ejemplo una hoja, para evitar ser detectado.

semelparidad Realización de solo un esfuerzo reproductivo en toda la vida de un organismo, durante un breve período de tiempo.

semiárido De clima bastante seco, con precipitaciones entre 250 y 600 mm por año, y con una tasa de evapotranspiración lo suficientemente elevada como para que la pérdida potencial de agua sobrepase a las entradas ambientales de la misma.

sera Secuencia de etapas de la sucesión, en un sitio concreto, que conduce a la comunidad final.

seral Que sigue una serie de etapas.

series de suelos Unidad básica de la clasificación de suelos, que consiste en suelos que son similares en todas sus características principales en cuanto a su perfil, excepto en la textura del horizonte A; las series de suelos suelen nombrarse según la localidad en que el suelo típico de la serie fue registrado por primera vez.

serotinia Liberación de las semillas contenidas en los conos de algunas especies de coníferas, por acción del calor.

servicios del ecosistema Procesos en los cuales el ambiente produce recursos como aire, agua, madera, o pescado.

sésil Sin libertad para desplazarse; permanentemente adherido a un sustrato.

simbiosis Situación en la que dos organismos distintos viven juntos en estrecha asociación.

simpátrico Se aplica a los organismos que viven en la misma área; suele utilizarse para referirse a poblaciones que se solapan.

sistema Conjunto o colección de partes o subsistemas interdependientes, que están englobados dentro de un limite definido; el medio externo puede proveer al sistema de entradas y recibir sus salidas.

sistema abierto Sistema con una entrada y salida continua de energía y materia.

sistema cerrado Sistema que no intercambia materia con el ambiente circundante.

sistema de apareamiento Patrón de apareamiento entre los individuos de una población.

sitio Combinación de condiciones bióticas, climáticas y del suelo que determinan la capacidad de un área de producir vegetación.

sobredispersión Situación en la cual la distribución de los organismos es aleatoria pero aglutinada, con algunas áreas vacías y otras intensamente superpobladas; distribución contagiosa.

sobreenfriamiento En ectotermos, es la reducción de la temperatura corporal por debajo del punto de congelación sin que llegue a congelarse el tejido corporal, por medio de solutos, particularmente de glicerol.

sobremezcla mareal Proceso de mezcla de agua dulce y agua marina que se produce cuando un frente mareal se desplaza aguas arriba en un río mareal con una velocidad mayor que la llegada del agua dulce hacia el mar; el agua de mar en la superficie tiende a caer y el agua dulce más ligera tiende a subir hacia la superficie.

solapamiento de nicho Hecho de compartir un espacio de un nicho por parte de dos o más especies.

solifluxión Movimiento cuesta abajo de un suelo que se ha saturado con agua.

solución acuosa Solución en la cual el agua es el solvente.

soluto sustancia disuelta en una disolución.

solvente Agente disolvente de una disolución

sombra de lluvia Región seca en la ladera de sotavento de una cadena montañosa, que tiene como resultado una reducción en las precipitaciones.

sotobosque Desarrollo de árboles pequeños y de mediana altura que crecen por debajo del dosel de un bosque; a veces también incluye formaciones arbustivas.

Sphagnum Género de musgos que son principalmente abundantes en hábitat húmedos y ácidos; sus células muertas se llenan rápidamente de agua, lo que permite a la planta almacenar una cantidad de agua muy superior a su propio peso.

subespecie Unidad geográfica de una población de una especie, que se diferencia por características morfológicas, de comportamiento o fisiológicas.

subsidencia mareal Corrientes transportados a los ecosistemas costeros y desechos arrastrados por los ciclos mareales.

sucesión Sustitución de una comunidad por otra; suele progresar hacia una comunidad final estable denominada clímax.

sucesión alogénica Cambio ecológico o desarrollo de la estructura de la especie y composición de la comunidad ocasionado por alguna fuerza externa, como incendios o tormentas.

sucesión autogénica Sucesión producida por los cambios ambientales provocados por los mismos organismos.

sucesión autótrofa Sucesión en un ambiente predominantemente inorgánico con una dominancia temprana y continuada de plantas verdes (autótrofos).

sucesión heterótrofa Sucesión que se da en la materia orgánica muerta; los detritivoros se alimentan secuencialmente, de manera que cada grupo libera nutrientes que son utilizados por el grupo siguiente, hasta que los recursos son completamente consumidos.

sucesión primaria Desarrollo de la vegetación que se inicia en un nuevo lugar que nunca había sido colonizado anteriormente por los seres vivos.

sucesión secundaria Desarrollo de vegetación tras una alteración.

suelo de serpentina Suelo derivado de rocas ultrabásicas, ricas en hierro, magnesio, níquel, cromo y cobalto, y pobres en calcio, potasio, sodio y aluminio; da soporte a comunidades características.

suelo del bosque Término otorgado a la capa de tierra de hojas y detritus; sitio de descomposición

sumidero Un hábitat vacío, marginal o submarginal, donde una población puede persistir sólo mediante inmigración desde otro hábitat, ya que en él experimenta una reducida tasa reproductiva o una elevada mortalidad.

supervivencia Probabilidad de que un individuo recién nacido representativo de una cohorte sobreviva hasta cierta edad.

tabla de fecundidad Muestra el número de descendientes por unidad de tiempo; elaborada mediante la columna de supervivencia de la tabla de vida y las tasas de natalidad específicas de la edad; el número medio de hembras nacidas en cada grupo de edad de hembras.

tabla de proyección poblaciónal Gráfico de crecimiento de una población elaborado según el cálculo de nacimientos y muertes para cada grupo de edad a lo largo del tiempo

tabla de vida Tabulación de la mortalidad y supervivencia de una población; las tablas de vida verticales, específicas del tiempo o estáticas se basan en una sección transversal de una población en un momento dado; las tablas de vida horizontales, de una cohorte o dinámicas se basan en el seguimiento de una cohorte a lo largo de toda su vida.

tabla de vida dinámica Destino de un grupo de individuos nacidos al mismo tiempo, y que han sido seguidos desde su nacimiento hasta su muerte.

tabla de vida dinámica compuesta Cohorte de individuos nacidos en diferentes periodos de tiempo, en lugar de uno.

tabla de vida específica del tiempo Muestra de la población realizada de tal manera que se obtenga la distribución de clases de edad durante un único período de tiempo.

tabla de vida estática Véase tabla de vida.

taiga Bosque boreal circumpolar septentrional.

tala a matarrasa Procedimiento de cosecha en el bosque en el que todos los árboles del lugar se cortan y retiran.

tala selectiva Método de explotación forestal por el cual sólo los árboles seleccionados de alto valor comercial se retiran de un bosque.

tamaño poblacional efectivo Tamaño de una población ideal que sufriría la misma cantidad de desviaciones genéticas aleatorias que la población real; algunas veces utilizado para medir la cantidad de endogamia en una población finita con apareamientos al azar.

tampón Solución química que resiste o amortigua cambios en el pH cuando se añaden ácidos o bases.

tasa bruta de reproducción Suma del número medio de hembras nacidas en cada grupo de edad de las hembras.

tasa de crecimiento de la población finita Tasa geométrica del incremento poblacional en intervalos discretos de tiempo.

tasa de crecimiento relativo Peso ganado durante un determinado período de tiempo.

tasa de enfriamiento Índice al cual disminuye la temperatura por cada unidad de aumento de altura en la atmósfera.

tasa de incremento Factor de cambio en una población referido a un determinado período de tiempo; comparar con crecimiento exponencial, tasa geométrica de crecimiento, tasa intrínseca de crecimiento.

tasa de mortalidad La probabilidad de morir; la proporción del número de muertes en un determinado intervalo de tiempo frente al número de individuos vivos al principio de este intervalo de tiempo.

tasa de mortalidad específica de la edad Proporción de muertes por unidad de tiempo que ocurren en cada grupo de edad dentro de una población.

tasa de muerte Número de individuos de una población que mueren en un determinado intervalo de tiempo dividido por el número de individuos vivos en la mitad de dicho intervalo.

tasa de multiplicación finita Expresada como lambda, λ, la tasa geométrica de aumentos por intervalos discretos de tiempo; dada una distribución de edad estable, lambda se puede usar como un multiplicador del tamaño poblacional proyectado.

tasa de natalidad absoluta Número de nuevos individuos producidos por unidad de población.

tasa de renovación Tasa de pérdida y adquisición de especies.

tasa de renovación del equilibrio Cambio en la composición de las especies por unidad de tiempo cuando la inmigración es igual a la extinción.

tasa geométrica de incremento, 1 Factor por el cual aumenta el tamaño de una población a lo largo de un período de tiempo.

tasa intrínseca de incremento La tasa per capita de crecimiento de una población que ha alcanzado una distribución estable en clases de edad y que está libre de competencia y de otras restricciones de crecimiento.

tasa metabólica basal Cantidad mínima de gasto energético que necesita realizar un animal para mantener sus procesos vitales.

tasa neta de mineralización Diferencia entre las tasas de mineralización e inmovilización.

tasa neta de reproducción Número promedio de descendientes hembras producidos por una hembra promedio a lo largo de su vida.

temperatura Medida de la velocidad media o la energía cinética de los átomos y moléculas de una sustancia.

temperatura base mínima Temperatura en la que la fotosíntesis neta es igual o cercana a cero; se utiliza para determinar un índice de grados-día.

temperatura preferida Rango de temperaturas dentro del cual los poiquilotermos funcionan de manera eficiente.

tensión superficial Película elástica sobre la superficie de un líquido, causada por las fuerzas de atracción entre las moléculas situadas en la superficie del líquido.

teoría de biogeografía insular Teoría que promulga que el número de especies establecidas en una isla representan un equilibrio dinámico entre la inmigración de nuevas especies colonizadoras y la extinción de las previamente establecidas.

termoclina Capa de un cuerpo de agua estratificado térmicamente, en la cual la temperatura cambia rápidamente con la profundidad en comparación con el resto del cuerpo.

territorio Área defendida por un animal; varía entre especies de animales, dependiendo de la conducta social, la organización social y las necesidades de recursos.

textura del suelo Proporciones relativas de tres tamaños de partículas (arena, limo y arcilla) de un suelo.

tiempo atmosférico Combinación de temperatura, humedad, precipitación, viento, nubes y demás condiciones atmosféricas en un lugar y un momento concretos.

tiempo de retardo Demora en la modificación de una respuesta.

tierras bajas Terreno que bordea un río que se inunda cuando se desbordan las orillas del río.

tipo funcional, grupo Conjunto de especies que explota la misma selección de recursos o que realizan funciones similares dentro de la comunidad.

tocón Árbol muerto por completo o en parte de al menos 10,2 cm dbh y 1,8 m de alto; hábitat importante para las aves y mamíferos que construyen sus nidos en las cavidades de los árboles.

tolerancia a la sequedad Capacidad de los vegetales para mantener una actividad fisiológica a pesar de la carencia de agua o de sobrevivir al secado de tejidos

tolerancia al frío Capacidad de un vegetal para realizar la fotosíntesis dentro del rango de temperaturas de +5 ºC a +10 ºC.

tolerancia térmica Rango de temperaturas dentro del cual un poiquilotermo acuático se encuentra en condiciones favorables.

tolerante a la sombra Que puede crecer y reproducirse en condiciones de iluminación escasa.

topografía Estructura física del terreno.

torpor Marcada reducción temporal de la respiración de un animal, con pérdida de movilidad y sensibilidad; reduce los gastos de energía en respuesta a condiciones ambientales desfavorables tales como el calor y el frío.

translocación Transporte de materiales dentro de una planta; absorción de minerales desde el suelo hacia el interior de las raíces y su transporte a través de la planta.

transpiración Pérdida de vapor de agua desde una planta hacia la atmósfera exterior.

trascolación Parte de las precipitaciones que cae al suelo a través de la vegetación.

trituradores Invertebrados acuáticos que se alimentan de materia orgánica particulada en las aguas corrientes.

trófico Relativo a la alimentación.

tundra Área de una región ártica o alpina (alta montaña), caracterizada por un terreno baldío, la ausencia de árboles, y el crecimiento de musgos, líquenes, juncos, hierbas no graminoides y arbustos de pequeño tamaño.

turba Material no consolidado que consiste en materia orgánica sin descomponer o sólo levemente descompuesta, en condiciones de humedad excesiva.

turbera Humedal caracterizado por una acumulación de turba; ecosistema dominado por turba; comparar con turbera ácida y turbera alcalina.

turbera Ecosistema dominado por turba; comparar con turbera ácida y turbera alcalina.

turbera ácida Ecosistema de tierras húmedas caracterizado por una acumulación de turba, condiciones ácidas y dominancia de musgos del género *Sphagnum*.

turbera ácida elevada Turbera ácida en manto

turbera ácida elevada Tipo de turbera en la que la acumulación de turba ha elevado la superficie tanto sobre el terreno circundante como sobre el acuífero; desarrolla su propio acuífero colgado.

turbera ácida en manto Extensa zona de serratas dominada por musgos del género *Sphagnum* y que dependen de las precipitaciones para abastecerse de agua.

turbera ácida temblona Turbera ácida caracterizada por alfombras de turba y vegetación que flotan sobre el agua.

turbera alcalina Humedal ligeramente ácido dominado por juncos, donde se acumula turba.

turgencia El estado de una célula vegetal en el que el protoplasma ejerce una presión sobre la pared de la célula debido a la absorción del agua por ósmosis.

ultisol Suelo pobre en bases y asociado a climas cálidos y húmedos y terrenos viejos, que toma un color rojizo a causa de los óxidos de hierro secundarios.

ungulado Mamífero herbívoro con pezuñas; suele referirse a vacas, cabras y ciervos

unidad salina funcional La cantidad total de materia disuelta en el agua de mar, expresada en partes por mil (0/00)

valor de importancia Suma de la densidad relativa, dominancia relativa, y frecuencia relativa de una especie dentro de una comunidad.

valor reproductivo Producción reproductiva potencial de un individuo con una edad particular, respecto a la de un individuo recién nacido en el mismo período de tiempo.

variable dependiente Variable y, el segundo de los dos números de un par ordenador (x, y); el conjunto de todos los valores tomados por la variable dependiente se llama rango de la función; compárese con variable independiente.

variable independiente Variable x, el primero de los dos números de un par ordenado (x, y); el conjunto de todos los valores tomados por la variable independiente se llama dominio de la función; compárese con variable dependiente.

vector Organismo que transmite un patógeno de un organismo a otro.

veld Extensas praderas del este de la parte interior de Sudáfrica, principalmente confinadas a las tierras altas.

vertisol Suelo mineral que contiene más de un 30 por ciento de arcillas con capacidad de hincharse, que se expanden cuando están húmedas y se contraen cuando están secas, asociado con ambientes estacionales húmedos o secos.

vientos alisios Vientos tropicales del este que soplan en dirección constante desde las zonas de altas presiones subtropicales hacia zonas de bajas presiones ecuatoriales entre las latitudes 30º y 40º norte y sur; son vientos del nordeste en el hemisferio norte y del sudeste en el hemisferio sur.

vientos del este Sistema de vientos prevalentes de gran estabilidad alrededor de la tierra, sobre las regiones ecuatoriales, creados por la desviación hacia el oeste del aire que sigue los gradientes de presión barométricos desde la zona de altas presiones subtropicales hasta la zona de convergencia intertropical; también llamados vientos alisios.

vientos del oeste Movimiento dominante de este a oeste de los vientos centrado en las latitudes medias de ambos hemisferios.

vientos polares del Este Vientos del este ubicados a latitudes altas. Se producen como consecuencia de la existencia de un anticiclón permanente en los polos y las bajas presiones de las latitudes medias altas.

viscosidad Capacidad de un líquido para resistir la fuerza que lo hace desplazarse.

vuelta Mezcla vertical de capas en un cuerpo de agua, producida a causa de los cambios estacionales de la temperatura.

xérico Seco, referido particularmente al suelo.

zona abisopelágica Profundidad oceánica desde los 4.000 metros hasta el suelo del océano.

zona afótica Zona de la profundidad del ecosistema marino en la cual ya no es eficaz la penetración de la luz.

zona bentónica La superficie del fondo del mar.

zona biótica Área principal de vida animal o vegetal, equivalente a un bioma; cinturón o región transcontinental caracterizado por especies animales y vegetales particulares y distinguida por diferencias de temperatura; se aplica mucho mejor a regiones montañosas donde los cambios de temperatura acompañan a los cambios en altitud.

zona de convergencia intertropical, ZCIT La zona divisoria que separa los vientos alisios del noreste, del hemisferio norte, con los vientos alisios del sureste, del hemisferio sur.

zona epipelágica La zona iluminada del océano.

zona eufótica Capa superficial del agua que llega hasta la profundidad de penetración de la luz donde la producción fotosintética iguala a la respiración.

zona fótica Columna de agua iluminada de un lago u océano, habitada por plancton.

zona hadopelágica La parte del océano situada por debajo de los 6.000 m.

zona intermareal Área que yace entre los límites de la marea alta y baja.

zona limnética Zona de aguas someras de un lago o mar, en la cual la luz penetra hasta el fondo.

zona litoral Aguas someras de un lago en las cuales la luz penetra hasta el fondo, permitiendo el crecimiento vegetativo sumergido, flotante o emergente; también la zona de orilla ocupada por las aguas de la marea entre las marcas de marea alta y marea baja.

zona profunda Área situada a gran profundidad en los ecosistemas acuáticos, por debajo de la zona limnética

zona sublitoral División inferior del mar, desde unos 40 m hasta por debajo de los 200 m.

zona térmica neutral Entre los homeotermos, constituye el rango de temperatura dentro del cual la tasa metabólica no varía con la temperatura.

zonación Distribución característica de la vegetación a través de un gradiente ambiental; este gradiente puede formar cinturones latitudinales, altitudinales u horizontales dentro de un ecosistema.

zonas de calmas subtropicales Latitudes subtropicales que coinciden con un importante cinturón anticiclónico, caracterizado por un clima generalmente estable y vientos leves o moderados.

zooplanton Animales flotantes o con reducida capacidad nadadora, que habitan en ecosistemas marinos o de agua dulce; animales planctónicos.

Créditos

Créditos del texto y de las ilustraciones

Capítulo 2 **2.3:** reprinted from Boag and Grant, "Intense Natural Selection in a Natural Population of Darwin's Finches," Science 214 (1981): 83. Copyright 1981 AAAS. **2.5:** From *Nature* 363:618. **2.16:** From Carl G. Thelander, *Life on the Edge*. Ten Speed Press: Berkeley, CA, 1994. Reprinted with permission. **2.B05:** From *Ecology* 74(3), 1993, p. 760, Figure 1. Reprinted with permission of Laura Nagel. **2.B06:** From *Behavior* 137, 2000 by Beren W. Robinson. © Brill Academic Publishers, Leiden, The Netherlands.

Capítulo 3 **3.6:** From R. G. Barry and R. J. Chorley, *Atmosphere, Weather, and Climate,* 6th ed. © 1992 Routledge. Reprinted by permission of Taylor & Francis Books, Ltd. **3.11:** *Atmosphere, Climate, and Change* by T. E. Graedel and Paul J. Cutzen. Copyright 1995 Lucent Technologies. By permission of Henry Holt and Company, LLC. **3.15:** From Robert E. Coker, *This Great and Wide Sea.* © 1949 by the University of North Carolina Press, renewed 1977 by Robert M. Coker. Used by permission of the publisher. **3.21:** From Schroeder and Buck, "Fire Weather" *USDA Agriculture Handbook* 360, USDA Forest Service, Washington, D.C. **3.23:** Adapted from Scott Brennan and Jay Withgott, *Environment: The Science Behind the Stories,* 1st edition, p. 364. © 2004 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc.

Capítulo 4 **4.8:** From *Biological Survey of the Raquette Watershed.* New York State Conservation Department, 1934. **4.10:** Adapted from James Nybakken and Mark Bertness, *Marine Biology: An Ecological Approach,* 6th edition, p. 6. © 2005 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc. **4.14:** Adapted from James Nybakken and Mark Bertness, *Marine Biology: An Ecological Approach,* 6th edition, p. 15. © 2005 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc.

Capítulo 5 **5.5:** From *Oecologia* 80:1989, Figure 1E, page 467. Adapted from Pfitsch and Pearcy. With kind permission of Springer Science and Business Media. **5.6:** B.A. Hutchinson and D.R. Matt, 1972. "The Distribution of Solar Radiation within a Deciduous Forest." *Ecological Monographs* 47: 205. © by the Ecological Society of America. Reprinted with permission. **5.10:** Adapted from Scott Brennan and Jay Withgott, *Environment: The Science Behind the Stories,* 1st edition, Fig. 8.8, p. 236. © 2004 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc. **5:13:** From Soil Conservation Service, USDA, Washington, DC.

Capítulo 6 **6.9:** Adapted from Larcher, *Physiological Plant Ecology* 3rd edition, p. 96, 108. Copyright 1995. **6.10:** Adapted from Davies, *Ecology* 79:2292-2308. Copyright 1998. **6.13:** From Reich et al., *Functional Ecology* 12:327-338, 395-405. Copyright 1998. **6.14:** C. K. Augspurger, 1982. "Light Requirements of Tropical Tree Seedlings: A Comparative Study of Growth and Survival." *Journal of Ecology* 72: 777-795. Reprinted by permission. **6.15:** Reprinted with permission from Academic Press. **6.16:** Adapted from Terri and Stowe, *Oecologia* 23:1-12. Copyright 1976. Reprinted with permission. **6.20:** Mooney, Bjorkman, Ehrlinger, and Berry. "Photosynthetic Capacity of Death Valley Plants," *Carnegie Institute Yearbook* 75: 410-413. Copyright 1976. Reprinted by permission of Carnegie Institute. **6.22:** Adapted from Pearcy, 1977. Reprinted by permission of the American Society of Plant Physiologists. **6.24:** From *On the Economy of Plant Form and Function: Proceedings of the Sixth Maria Moors Cabot.* Edited by Thomas J. Givnish. Copyright © 1986. Reprinted by permission of Cambridge University Press. **6.27:** Adapted from Reich et al., *Ecological Monographs* (62), 1992. Reprinted by permission of the Ecological Society of America. **6.B03:** Adapted from Kitajima, "The relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees." *Oecologia* 98:419-428, 1994. Reprinted with permission.

Capítulo 7 **7.8:** From *Animal Physiology,* 2nd edition, Hill and Wyse, 1989. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc. **7.21:** Adapted from Bunning, 1960. Reprinted by permission of Cold Spring Harbor Laboratory. **7.B02:** Adapted from Wikelski, *Ecology* 78(7):2204-2217, 1997. Reprinted by permission of the Ecological Society of America. **7.B03:** Adapted from Wikelski, *Ecology* 51(3):922-936, 1997. Reprinted by permission of the Ecological Society of America. **7.B04:** From *Nature* 403:37.

Capítulo 8 **8.9:** From Begon et al. *Ecology,* 2nd edition, p. 481. © Blackwell Scientific: Boston, MA. **8.10:** Adapted from Werner and Platt, "Ecological relationships of co-occurring golden rods (solidago: compositae)." *American Naturalist* 110:959-971. Copyright 1976. Reprinted by permission of the University of Chicago Press. **8.11:** From *New Zealand Journal of Zoology,* Jones, 1978. Reprinted by permission of the Royal Society of New Zealand of America. **8.B02:** Adapted from Basolo, A. L. "Female preference for male sword length in the green swordtail, *Xiphophorus helleri*." *Animal Behaviour* 40:332-338, 1990. Reprinted with permission. **8.B03:** Adapted from Basolo, 2003. From the Proceedings of the Royal Society of London. Reprinted with permission.

Capítulo 9 **9.6:** Adapted from Charles Krebs, *Ecology,* 5th edition, Fig. 8.1, p. 107. © 2001 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc. **9.10:** Adapted from Robert Leo Smith and Thomas M. Smith, *Elements of Ecology,* 4th edition, Fig. 20.6b, p. 277. © 2004 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc. **9.15:** Reprinted by permission of The Botanical Society of America. **9.16:** H. Hett and O. Loucks, "Age Structure: Models of Balsam Fir and Eastern Hemlock," *Journal of Ecology* 64: 1035. © 1976. Reprinted by permission of Blackwell Science, Ltd. **9.18:** Adapted from Charles Krebs, *Ecology,* 5th edition, Fig. 4.2, p. 43. © 2001 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc.

Capítulo 10 **10.5:** Adapted from Charles Krebs, *Ecology,* 5th edition, Fig. 11.10, p. 166. © 2001 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc. **10.6a-b:** R. R. Sharitz and J .R McCormick, "Population Dynamics of Two Competing Plant Species." *Ecology* 54, 1973. © 1973 The Ecological Society of America. Reprinted by permission. **10.13:** Adapted from Hackney E. and J. McGraw, *Conservation Biology* 15:133, © 2001. Reprinted with permission. **Table 10.3:** R. R. Sharitz and J. R McCormick, "Population Dynamics of Two Competing Plant Species." *Ecology* 54, 1973. © 1973 The Ecological Society of America. Reprinted by permission.

Capítulo 11 **11.6:** M. C. Dash and A. R. Hota, "Density Effects on Survival Growth Rate and Metamorphosis on Rana Tigrina Tadpoles." *Ecology* 61 (1980): 1027, fig. 2. © 1980 The Ecological Society of America. Reprinted by permission. **11.9a:** From C. W. Fowler and T. D. Smith, *Dynamics of Large Mammal Populations.* © 1981. Reprinted by permission of John Wiley & Sons, Inc. **11.12:** R. L. Smith, "Some Ecological Notes on the Grasshopper Sparrow," *Wilson Bulletin* 75 (1963). **11.14:** Adapted from Cahill and Casper, *Oikos* 90:311-320. Copyright 2000. Reprinted with permission. **11.15:** Mech et al., "Relationships of Deer and Moose Populations to Previous Winter's Snow." *Journal of Animal Ecology* 56: 615-627. © 1987. Reprinted by permission of Blackwell Science, Ltd. **11.B03, 11.B04:** Adapted from Sillett, T. S., R. T. Holmes, and T. W. Sherry. "Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird." *Science* 288:2040-2042. Copyright 2000. Reprinted by permission. **11.B05:** Adapted from Rodenhouse, N. L., T. S. Sillett, P. J. Doran, and R. T. Holmes. "Multiple density-dependence mechanism regulate a migratory bird population during the breeding season." Proceedings of the Royal Society of London 270:2105-2110. Reprinted with permission.

Capítulos 12 **12.2:** Adapted from Ehrlich, R. and D. Murphy, *Conservation Biology* 1:122-131. Copyright 1987. Reprinted with permission. **12.4, 12.5:** Adapted from Kindvall, O. and I. Ahlen, *Conservation Biology* 6:520-529. Copyright 1992. Reprinted with permission **12.6, 12.10:** Adapted from Thomas C. and T. Jones, *Journal of Animal Ecology* 62:472-481. Copyright 1993. Reprinted with permission. **12.8:** Adapted from Kindvall, O., *Ecology* 77:207-214. Copyright 1996. Reprinted with permission. **12.B01:** Adapted from Rodriguez, A. and M. Delibes, "Current range and status of the Iberian lynx *Felis pardina* in Spain." *Biological Conservation* 61:189-196. Reprinted with permission.

Capítulo 13 **13.3:** Reprinted with permission from ASLO (*Limology Oceanography* 1025, 27, Tillman et al. "Competition Between Two Species of Diatoms for Silica." © 1981 Society of Limology and Oceanography. **13.8:** M. P. Austin, R. H. Groves, L. M. Fresco, and P. E. Laye, "Relative Growth of Six Thistle Species along a Nutrient Gradient with Multispecies Competition," *Journal of Ecology* 73: 667-684 (1965). Blackwell Science, Ltd. **13.9:** After Groves and Williams, *Australina Journal of Agricultural Research* 26:975-983. Copyright 1975. Reprinted with permission. **13.10:** N. C. Emery, P. J. Ewanchuk, and M. D. Bertness, "Competition and Salt Marsh Plant Zonation: Stress Tolerators may be Dominant Competitors," *Ecology* 82 (9) (2001). Ecological Society of America. **13.11:** H. C. Heller and D. Gates, "Altitudinal Zonation of Chipmunks (Eutamias): Energy Budgets," *Ecology* 52 (1971) 424, fig. 1. © 1971 by the Ecological Society of America. Reprinted by permission. **13.13:** From Charles Krebs, *Ecology,* 5th edition, p. 192. © 2001 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc. **13.15:** N. K. Wieland and F. A. Bazzaz, "Physiological Ecology of Three Codominant Successional Annuals," *Ecology* 56 (1975) 686, fig. 6. © 1975 by the Ecological Society of America. Reprinted by permission. **13.16:** "Feline Canines," by Dayan from *American Naturalist* 136: 39-60. © 1990. Reprinted by permission of The University of Chicago Press. **13.15:** Adapted from Charles Krebs, *Ecology,* 5th edition, Fig. 12.14, p. 192. © 2001 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc. **13.20:** From Grant, Peter R., *Ecology and Evolution of Darwin Finches,* © 1986 Princeton University Press. Reprinted by permission of Princeton University Press. **13.B03:** Adapted from Suding, "The effect of spring burning on competitive rankings of prarie species." *Journal of Vegetation Science* 12:849-856. Copyright 2001. Reprinted with permission. **13.B04, 13.B05:** Adapted from Suding, K. and D. Goldberg. "Do disturbances alter competitive hierarchies? Mechanisms of change following gap formation." *Ecology* 82:2133-2149. Copyright 2001. Reprinted with permission.

Capítulo 14 **14.4:** From *Ecology* 76. © 1995. Reprinted by permission of the Ecological Society of America. **14.8:** L. J. Mook, "Birds and Spruce Budworm," in which R. Morris (ed.) *Entomological Society of Canada Memoirs* 31 (1963). **14.9:** Jedrzejewski et al., *Ecology* 76 (1995): 192, fig. 11. © 1995 The Ecological Society of America. Reprinted by permission. **14.10:** N. B. Davies, "Prey Selection and Social Behavior in Wagtails," *journal of Animal Ecology* 46: 48. © 1977. Reprinted by permission of Blackwell Science, Ltd. **14.21:** Williams et al, *Ecology* 74:1143-1152. © 1993 The Ecological Society of America. Reprinted with permission. **14.27:** Adapted from Scrimgeour, G. J. and J. M. Culp, "Feeding while evading predators by a lotic mayfly." *Oecologia* 100:128-134. Copyright 1994. Reprinted with permission. Illustration from Lima, S. L., "Nonlethal effects in ecology of predator-prey interactions." BioScience 48:26-34. **14.28:** Adapted from Nelson et al., *Ecology* 85:1855. Copyright 2004. Reprinted with permission. **14.B02-B05:** Adapted from Relyea, R. "The many faces of predation: how induction, selection, and thinning combine to alter prey phenotypes." *Ecology* 83:1953-1964. Copyright 2002. Reprinted with permission.

Capítulo 15 **15.6:** Adapted from Lafferty, K. and K. Morris, *Ecology* 77:1390-1397. Copyright 1996. Reprinted with permission.

Capítulo 16 **16.10:** R. H. Whittaker, "Vegetation of the Great Smokey Mountain," *Ecological Monographs* 26 (1956) 1-80. © 1956 The Ecological Society of America. Reprinted by permission. **16.11:** From *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution,* edited by Hanski and Gilpin, © 1996, Elsevier Science (USA), reproduced by permission of the publishers. **16.B01:** Adapted from Keith Langdon, GRSM 2004. Reprinted with permission.

Capítulo 17 **17.3, 17.8:** Adapted from Charles Krebs, *Ecology,* 5th edition, p. 464. © 2001 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc. **17.4b:** Adapted from Charles Krebs, *Ecology,* 5th edition, p.448. © 2001 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc. **17.9:** From T. Smith and M. Huston, "A Theory of Spatial and Temporal Dynamics of Plant Communities." *Vegetatio* 83: 49-69 © 1989. Reprinted by permission of Kluwer Academic Publishers. **17.12:** N. C. Emery, P. J. Ewanchuk, and M. D. Bertness, "Competition and Salt Marsh Plant Zonation: Stress Tolerators may be Dominant Competitors," *Ecology* 82 (9) (2001). Ecological Society of America. **17.15:** Adapted from Huston 1980. Reprinted with permission. **17.B06:** Adapted from Bertness, M. D. and S. D. Hacker, *American Naturalist* 144:363-372. Copyright 1994. Reprinted with permission. **17.B07, 17.B08:** Adapted from Hacker, S. D. and M. D. Bertness, "Trophic consequences of a positive plant interaction." *American Naturalist* 148:559-575. Copyright 1996. Reprinted with permission.

Capítulo 18 **18.3:** From F. Bormann and G. E. Likens, *Pattern and Process in a Forested Ecosystem,* p. 116, Fig. 4.4b. New York: Springer-Verlag, 1979. Copyright © 1979 Springer-Verlag. Used by permission. **18.11:** H.J. Oosting, *American Midland Naturalist* (Notre Dame, IN: University of Notre Dame, 1942). Reprinted with permission. **18.15:** Eric Alan Hobbie, "Nitrogen Cycling During Succession," Masters Thesis, University of Virginia, 1994. **18.19:** From R. H. Whittaker, "Quaternary History and the Stability of Forest Communities, " *Forest Succession: Concepts and Applications,* D.C. West et al. (eds). **18.20:** P. A. Delcourt, "Vegetation Maps for Eastern North America, 40,000 yr BP to Present." In R. Romans (ed.) *Geobotany.* Copyright 1981. Reprinted by permission of Kluwer Academic/Plenum Publishers. **18.22:** Adapted from J. P. Grim, "Plant strategies and vegetation processes." Reprinted by permission of John Wiley & Sons, Inc. **18.B02, 18.B03:** Adapted from Michael Williams, *Americans and Their Forests*, p. 475. © 1992.

Capítulo 19 **19.3:** Adapted from Johnson, H. B., *Order Upon the Land*, p. 118. © 1976 Oxford University Press. Reprinted with permission. **19.5:** Adapted from Sisk et al., *Ecological Adaptations* 7:1170-1180, 1997. Reprinted with permission. **19.6:** Adapted from J. Whitcomb et al., "Effects of the Forest Fragmentation on Avifauna of the Eastern Deciduous Forest," in R. L. Burger and D. M. Sharpe,.eds., *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes,* p. 183, Fig. 8.5c. New York: Springer-Verlag, 1981. Copyright © 1981 Springer-Verlag. Used by permission. **19.8:** Adapted from Webb, N. R. and Haskins, L. E., "An ecological survey of the heathlands in the Poole Basin, Dorset, England, in 1978." *Biological Conservation* 17:281-296, 1980. Reprinted with permission. **19.12:** Adapted from F. W. Preston, *Ecology* 43:185, 215, 410-432. © 1962. Reprinted by permission of the Ecological Society of America. **19.RP1, 19.RP2:** From Tewksbury, J., D. Levey, N. Haddad, S. Sargent, J. Orrock, A. Weldon, B. Danielson, J. Brinkerhoff, E. Damschen, and P. Townsend. "Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes." Proceedings of the National Academy of Sciences 99:12923-12926. Reprinted with permission. **19.RP3:** From Haddad, 1999. Reprinted with permission.

Capítulo 20: **20.2:** H. Leith, “Primary Production Terrestrial Ecosystems,” *Human Ecology* 1 (1973): 303. Copyright 1973. Reprinted by permission of Kluwer Academic/Plenum Publishers. **20.3:** H. Leith, “Modeling Primary Productivity of the World,” in H. Leith and R. Whittaker *Primary Production of the Biosphere*. © 1975. Reprinted by permission of Spring-Verlag. **20.4:** Adapted from R. H. MacArthur and J. H. Connell, *The Biology of Populations*. Reprinted by permission of John Wiley & Sons, Inc. **20.6:** From Pastor et al. “Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin.” *Ecology* 65:256-268. Copyright 1984. Reprinted with permission. **20.7:** From Reich et al., *Ecology* 82:1703-1719. Copyright 2001. Reprinted with permission. **20.8:** Adapted from James Nybakken and Mark Bertness, *Marine Biology: An Ecological Approach,* 6th edition, Fig 2.34, p. 69. © 2005 Benjamin Cummings. Reprinted by permission of Pearson Education, Inc. **20.9:** From Downing et al., *Ecology* 80:1157-1167. Copyright 1999. Reprinted with permission. **20.11:** Adapted from Dillon, P. J. and F. H. Rigler, “The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes.” *Limnology and Oceanography* 19:767-773. Copyright 1974. Reprinted with permission. **20.15:** From Gower, S. T. et al, *Trends in Ecology and Evolution* 11:378-382. Copyright 1996. Reprinted with permission. **20.16:** From *Nature* 14:142-144. **20.20:** From *Nature* 361:148-150. **20.21:** Begon, *Ecology: Individuals, Populations, and Communities*. 1996. Blackwell Publishers. **20.B01:** From *Nature* 429:870-873.

Capítulo 21 **21.7:** From Ivan Valeila, *Marine Biology Processes,* p. 301. © 1984, Reprinted by permission of the author. **21.13:** Adapted from Aber and Melillo 1991. **21.14:** From *Freshwater Wetlands: Ecological Processes and Management Potential,* edited by R. E. Good, et al., © 1978, Elsevier Science (USA), reproduced by permission of the publisher. **21.16:** J. Pastor and J. D. Aber, C. A. McClaughtery and J. M. Melillo, “Above Ground Production and N&P Cycling along a Nitrogen Mineralization Gradient on Blackhawk Island, Wisconsin,” *Ecology* (1984). Ecological Society of America.

Capítulo 22 **22.8:** Schlesinger, *Biochemistry: An Analysis of Global Change,* 2nd ed. © 1997. Reprinted by permission of Academic Press. **22.12, 22.13:** Schlesinger, *Biochemistry: An Analysis of Global Change,* 2nd ed. © 1997. Reprinted by permission of Academic Press.

Capítulo 26 **26.4:** From Huston, 1994 and Niklas et al., 1983. Reprinted with permission. **26.8:** Currie and Paquin, “Large Scale Biogeographical Patterns of Species Richness in Trees,” *Nature,* 329. 1987. London: Macmillan, Ltd. **26.9:** From Currie, “Energy and Large Scale Biographical Patterns of Species Richness in Trees, “*American Naturalist* 137: 27-49. © 1991. Reprinted by permission of the University of Chicago Press. **26.24:** Reprinted with permission from H. A. Regier and W. L. Hartman, “Lake Erie’s Fish Community: 150 Years of Cultural Stress,” *Science* 180 (1973): 1248-1255. © 1973 American Association for the Advancement of Science.

Créditos de las fotografías

Capítulo 1 **CO:** Frans Lanting/Minden Pictures. **1.1:** Tom Smith (author). **1.3:** David Tilman, Department of Ecology, Evolution and Behavior, University of Minnesota, 100 Ecology Building, 1987 Upper Buford Circle St. Paul, MN 55108 (612) 625-5740 larso106@umn.edu. **1.4:** Tom Smith (author).

Capítulo 2 **CO:** Tui De Roy/Minden Pictures. **2.1:** Courtesy of Mr. G. P. Darwin/By Permission of Darwin Museum Down House. **2.5:** Thomas B. Smith. **2.10:** Roger Tory Peterson. **2.11a:** Jeff LeClere. **2.11b:** Walt Knapp. **2.12:** John Eastcott/Yva Momatiuk/DRK Photo. **2.13a:** Dan Sudia. **2.13b:** W. Perry Conway/Tom Stack and Associates. **2.RP:** Kathryn Peiman. **2.18a:** UPI/Corbis-Bettmann. **2.18b:** Archive Photos.

Capítulo 3 **CO:** Frans Lanting/Getty Images. **3.9:** Torleif Svensson/CORBIS. **3.22a:** R.L. Smith. **3.22b:** Richard H. Stewart/National Geographic Society.

Capítulo 4 **CO:** Michael S. Yamashita/Corbis. **4.4:** Herman Eisenbeiss/Photo Researchers. **4.5:** Hiroya Minakuchi/Minden Pictures. **4.12a:** John Shaw/Tom Stack and Associates. **4.12b:** Bob and Ira Spring. **4.13:** Scott Blackman/Tom Stack and Associates.

Capítulo 5 **CO:** Jim Brandenburg/Minden Pictures. **5.1a:** Gregory Ochocki/Photo Researchers. **5.1b:** Morey Milbradt/Brand X Pictures/Getty Images **5.8:** Joyce Photographics/Photo Researchers, Inc. **5.12:** U.S. Department of Agriculture; Loyal A. Quandt/USDA National Soil Survey Center; USDA National Soil Survey Center. **5.14a:** Mark Edwards/Peter Arnold, Inc. **5.14b** Leslie D. McFadden. **5.EI1:** Mark Edwards/Peter Arnold, Inc.

Capítulo 6 **CO:** Koos Delport; Frank Lane Picture Agency/Corbis. **6.RP1:** Robert Dudley. **6.RP2:** James P. Rowan/DRK Photo.

Capítulo 7 **CO:** Hans Thomashoff/Das Fotoarchiv./Peter Arnold, Inc. **7.4:** Courtesy of R. L. Smith. **7.RP1:** Martin Wikelski. **7.RP2:** Jeff Greenber/Omni-Photo Communications, Inc.

Capítulo 8 **CO:** Shin Yoshino/Minden Pictures. **8.1:** Roland Birke/OKAPIA/Photo Researchers, Inc. **8.3:** John Gerlach/Tom Stack and Associates. **8.4:** Norbert Wu. **8.5:** Rod Planck/Tom Stack and Associates. **8.6:** Tony Heald/Nature Picture Library. **8.7:** Corbis. **8.8:** C. C. Lockwood/DRK Photo. **8.RP1:** Alexandra Basolo. **8.RP2:** Alexandra Basolo. **8.12:** David Anderson. **8.EI1:** Science VU/Visuals Unlimited. **8.15a:** Zigmund Leszczynksi/Animals Animals/Earth Scenes. **8.15b:** Paul Zahl/Photo Researchers.

Capítulo 9 **CO:** Woods Wheatcroft/Corbis. **9.3a:** Marty Snyderman/Visuals Unlimited. **9.3b:** Corbis. **9.9:** Tom Smith (author). **9.10b:** Tom Smith (author). **9.13:** Doug Wilson/Corbis. **9.EI1a:** Rob and Ann Simpson/Visuals Unlimited. **9.EI1b:** John Burnley/Photo Researchers, Inc. **9EI2:** Bill Kamin/Visuals Unlimited.

Capítulo 10 **CO:** Gerry Ellis/Minden Pictures. **10.5a:** Lynn M. Stone/naturepl.com.

Capítulo 11 **CO:** Georgette Douwma/Getty Images. **11.EI1:** Mark Edwards/Peter Arnold, Inc. **11.RP1:** Scott Sillett. **11.RP2:** Ron Austing/Photo Researchers.

Capítulo 12 **CO:** Michael Melford/National Geographic Image Collection. **12.1b:** Corbis/Bettmann. **12.2a:** Leroy Simon/Visuals Unlimited. **12.4a:** Dr. Petr Kocarek, Dept. of Biology and Ecology, University of Ostrava, Chittussiho 10, CZ-710 00 Ostrava 2, Czech Republic. **12.6a:** George McCarthy/naturepl.com. **12.EI1:** John Cancalosi/naturepl.com.

Capítulo 13 **CO:** Ingo Bartussek/naturepl.com. **13.RP1:** Paul Suding

Capítulo 14 **CO:** Martin Harvey/Peter Arnold, Inc. **14.13:** Bruce Marlin. **14.14:** Stephen Frink/Corbis. **14.15:** Gunter Zeisler/Peter Arnold, Inc. **14.16:** Stephen J. Kraseman/Photo Researchers, Inc. **14.17a:** Corbis/Gary W. Carter. **14.17b:** David A. Northcott/Corbis. **14.18a:** John Cancalosi/Peter Arnold, Inc. **14.18b:** Joe McDonald/Corbis. **14.19a:** Peter Bauman/Animals Animals/Earth Scenes. **14.19b:** J.H. Robinson/Photo Researchers, Inc. **14.19c:** ImageState/Alamy. **14.20:** Fred Bruemmer/DRK Photo. **14.RP1,2:** Rick Relyea. **14.22:** John White. **14.24a:** John Bora/Photo Researchers, Inc. **14.24b:** Perry Conway/Corbis. **14.25:** Papilio/Corbis.

Capítulo 15 **CO:** Dayton Wild/Visuals Unlimited. **15.1:** R. L. Smith. **15.2a:** Lester V. Bergman/Corbis. **15.2b:** Stone. **15.3:** Eric A. Soder/Tom Stack and Associates. **15.6:** Todd Huspeni. **15.7:** Charley Krebs. **15.8:** Heather Perry/National Geographic Image Collection. **15.9:** Gallo Images/Corbis. **15.10a:** R. Degginger/Earth Scenes. **15.10b:** Breck P. Kent/Earth Scenes. **15.RP1:** Amy Larson. **15.RP2a,b:** John J. Stachowicz, Assistant Professor, Section of Evolution and Ecology, University of California Davis, 1 Shield Ave., Davis, CA 95616. **15.12:** Courtesy of D. M. Ball/Auburn University.

15.13a: Reinhard Dirscherl/Alamy. **15.13b:** Theo Allofs/Getty Images. **15.14:** Colin Bower. **15.15:** Joe McDonald/Visuals Unlimited. **15.16:** Gregory K. Scott/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 16 CO: Reidar Hahn/Fermilab. **16.2:** YVA Momatiuk/John Eastcott/Minden Pictures.

Capítulo 17 CO: Greg Vaughn/Tom Stack and Associates. **17.4a:** J. Lotter Gurling/Tom Stack and Associates. **17.7:** Stephen J. Kraseman/DRK Photo. **17.RP1:** Edward Brook.

Capítulo 18 CO: Larry Michael/Nature Picture Library. **18.1a,b,c:** R. L. Smith. **18.2a:** Tom Smith (author). **18.4:** Alan Pitcairn/Grant Heilman Photography. **18.EI1:** Tom Smith (author). **18.3:** T.A. Weiwandt/DRK Photo. **18.7:** David Duggins. **18.8:** J. Zieman. **18.15:** Alan Kearney/FPG International. **18.22a:** Rob Nunnington/photolibrary.

Capítulo 19 CO: Emma Lee/Lifefile/Photodisc. **19.1:** R. L. Smith. **19.2:** Scala/Art Resource, N.Y. **19.QE1:** USGS. **19.6:** S. and D. Maslowski/Photo Researchers, Inc. **19.15a:** Robert Holmes/Corbis. **19.15b:** Wolfgang Kaehler/Corbis. **19.RP1:** Brian Hudgens. **19.RP2:** Nick Haddad. **19.17:** Robert Dolan, University of Virginia. **19.EI1:** Brand X Pictures/age fotostock. **19.21:** David Hosking/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 20 CO: Stuart Westmorland/Corbis. **20.RP1; B1,2,3,4,5,6:** Brian Silliman. **20.EI1:** Marc Imhoff and Lahouari Bounoua at Goddard Space Flight Center/NASA.

Capítulo 21 CO: Papilio/Corbis. **21.2a:** Michael Fogden/Animals Animals/Earth Scenes. **21.2b:** Kevin Byron/Bruce Coleman, Inc. **21.2c:** Oxford Scientific Films/Animals Animals/Earth Scenes. **21.2d:** (L) Gary Braasch/Corbis; (R) Bill Curtsinger. **21.3:** R. P. Smith. **21.RP1:** Ted Schur. **21.RP2:** Michael T. Sedam/Corbis. **21.RP3:** Ted Schur.

Capítulo 22 CO: R. L. Smith.

Capítulo 23 CO: George Ranalli/Photo Researchers, Inc. **23.2a,b,c,d:** T. M. Smith. **23.3a,b:** T. M. Smith. **23.5a:** David Tipling/photolibrary. **23.5b:** Nick Garbutt/Nature Picture Library. **23.5c:** Tom Smith (author). **23.6:** Anup Shah/Nature Picture Library. **23.8:** Larry Tackett/Tom Stack and Associates. **23.9:** Gregory G. Dimijian/Photo Researchers, Inc. **23.11:** (BR) Tom Smith (author). **23.11:** (TR) Nigel Dennis/age fotostock. **23.11:** (TL) Gerry Ellis/Minden Pictures. **23.13a:** NASA Earth Observing System. **23.13b:** Australian Department of Lands. **23.14a,b:** R. L. Smith. **23.14c:** Ray Ellis/Photo Researchers, Inc. **23.16a:** Lynn Watson. **23.16b:** Charles E. Jones. **23.16c:** Br. Alfred Brousseau, Saint Mary's College. **23.17:** Martin Harvey/Peter Arnold, Inc. **23.18:** Dan Suzio. **23.21a:** Royalty-Free/Corbis. **23.21b:** R. L. Smith. **23.23a:** Tom Bean/DRK Photo. **23.23b:** Keren Mageel.Tom Stack and Associates. **23.23c:** Stephen J. Krasemann/DRK Photo. **23.26a:** Jon Shaw/Tom Stack and Associates. **23.26b:** Milton Rand/Tom Stack and Associates. **23.26c:** Don and Pat Valenti/Tom Stack and Associates. **23.27:** R. L. Smith. **23.29:** Thomas Kitchin/Tom Stack and Associates. **23.31:** John Shaw/Tom Stack and Associates.

Capítulo 24 CO: Gary Randall/FPG International. **24.2a:** Bob and Ira Spring. **24.2b:** Jack S. Grove. **24.2c:** Rick Buzzelli/Tom Stack and Associates. **24.2d:** Doug Dokell/Tom Stack and Associates. **24.2e:** R. L. Smith. **24.5a:** Brian Parker/Tom Stack and Associates. **24.5b:** David Wrobel/Biological Photo Service. **24.EI1:** Gary Braasch. **24.6a:** Brian Parker/Tom Stack and Associates. **24.6b:** R. L. Smith. **24.7:** Geoff Higgins/Photolibrary.com. **24.9a,b; 24.10:** John Shaw/Tom Stack and Associates. **24QE1:** http://www.brown.edu/Courses/GEO158/measuringstreamflow/. **24.14:** T. M. Smith. **24.15** South Carolina Department of Natural Resources. **24.16:** Mareveision/age fotostock. **24.18:** Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. **24.19:** National Ocean Service/NOAA. **24.21:** Verena Tunnicliffe. **24.22:** Richard A. Lutz. **24.23:** Tammy Peluso/Tom Stack and Associates.

Capítulo 25 CO: Sisse Brimberg/National Geographic Image Collection. **25.1:** Tom Smith (author). **25.3:** Tom Bean/Allstock, Inc./Tony Stone Images. **25.4:** Ron Dahlquist/Pacific Stock. **25.6:** McDonald Wildlife Photography/Animals Animals/Earth Scenes. **25.8:** Florida Images/Alamy. **25.9:** Joe Arrington/Visuals Unlimited. **25.10:** R. L. Smith. **25.11:** Gary Braasch. **25.12:** Larry Lipske/Tom Stack and Associates. **25.13:** NASA. **25.16:** Terry Donnelly/Tom Stack and Associates. **25.17a:** USDA Forest Service. **25.17b:** Gary Braasch. **25.18:** R. L. Smith. **25.19:** Mark Rollo/Photo Researchers Inc. **25.22:** Doug Wechsler/Animals Animals/Earth Scenes.

Capítulo 26 CO: Jean E. Roche/naturepl.com.

Capítulo 27 CO: Mira/Alamy Images. **27.3:** NASA. **23.5:** Aflo/naturepl.com. **27.9:** Tom Smith (author). **27.10a:** Santokh Kochar/Getty Images. **27.10b:** Jeremy Bright/Robert Harding World Imagery. **27.11:** Andreas Stirnberg/Getty Images. **27.14a:** USDA/NRCS/Natural Resources Conservation Service. **27.14b:** James Strawser/Grant Heilman Photography. **27.EI1:** E. Russell. *War and Nature.* New York.: Cambridge University Press. **27.16a:** Joe Sohm/Alamy. **27.16b:** Getty Images/Photodisc Collection. **27.21:** (L) Image courtesy of Earth Sciences and Image Analysis Laboratory, NASA Johnson Space Center. **27.21:** (R) Daniel Dancer/Peter Arnold, Inc. **27.RP1:** Deb Lawrence. **27.RP2:** Tom Smith (author).

Capítulo 28 CO: Silvestre Machado/GettyImages. **28.1:** Stephen J. Krasemann/DRK Photo. **28.3:** NASA/http://visibleearth.nasa.gov/. **28.4a,b:** Image courtesy of Earth Sciences and Image Analysis Laboratory, NASA Johnson Space Center. **28.4c:** Paul Franklin/OSF/Earth Sciences. **28.5b:** Corbis. **28.6a:** Stephen G. Maka/DRK Photo. **28.6b:** Wolfgang Kaehler/Corbis. **28.8:** Neil Julian/Alamy. **28.8:** Kathleen Brown/Corbis. **28.9:** Carls S. Keener. **28.13a:** Tom Ulrich/photolibrary. **28.EI1:** AP Photo/U.S. Fish and Wildlife Service. **28.14:** Tom Smith. **28.16a:** Y. Galindo/Zoological Society of San Diego via Getty Images. **28.16b:** AP Photo/San Diego Wild Animal Park. **28.21:** University of Wisconsin-Madison Arboretum.

Capítulo 29 CO: Courtesy of NASA. **29.9:** Will Owens Photography. **29.17, 29.18:** David J. Currie Springer Verlag. **29.19:** Greg Henry. **29.RP1:** Robert Hauser. **29.RP2:** Nona Chiariello.

Inicios de partes (banner) Mary K. Love/Creative Eye/MIRA.com; Art Wolfe/Getty Images; Walter Hodges/Corbis; Jody Doyle/Getty Images; Harald Sund/Getty Images; Keren Su/Getty Images; Bruce Forster/Getty Images **PO1:** NASA/Johnson Space Center. **PO2:** Carl Roessler/Animals Animals/Earth Scenes. **PO3:** Mark Moffett/Minden Pictures; Michael Fogden/Animals Animals/Earth Scenes. **PO4:** Tom And Pat Leeson **PO5:** Danny Lehman/CORBIS **PO6:** Kevin Aitken/Peter Arnold, Inc. **PO7:** Gary Braasch/CORBIS; Frans Lanting/Minden Pictures; David Muench/CORBIS. **PO9:** Jeremy Walker/Getty Images.

Índice

Nota: Los números en negrita hacen referencia a elementos contenidos en tablas, figuras y leyendas

A

- *A Guide to the Study of Animal Ecology* (Adams), 6
- *A. flavicollis* (ratón leonado), 307
- *A. sylvaticus* (ratón de campo), **335**
- Abastecimiento de alimentos, 184
- Abedul
  - amarillo *(Betula alleghaniensis)*, 396
  - *(Betula* spp.*)*, 34, 174, 208
- Abejas, 156, 181
- Abejorros, 156
- Abeto
  - alpino *(Abies lasiocarpa)*, 538
  - / Piceas *(Picea spp.)*, 133, 396, 409, **410**
  - rojo *(Picea abies)*, 538, **665**
- *Abies lasiocarpa* (abeto alpino), 538
- Abomaso, 141
- Abrasión mecánica, 94
- Abundancia
  - cambios temporales en, 408, **408**
  - de las poblaciones, 199-202, **201**
  - de semillas, **284**
  - diagramas de rango-abundancia, 351, **353**
  - diversidad y, 350-352
  - índices de, 202-203
  - relativa, 351, **352**
- Abutilon *(Abutilon theophrasti)*, 291
- *Acacia tortilis*, 125, 202, **202**
- Ácaros (Acari), 473, **473**
- Acebo
  - *(Ilex* spp.), 174
  - marítimo *(Hibiscus palustris)*, 575
- *Acer* spp.(arces)
  - *A. rubrum* (arce rojo), 198-199, **199**, **480**, **668**
  - *A. saccharum* (arce azucarero), 395
  - dispersión de semillas, 208
- Achicoria dulce *(Chondrilla juncea)*, 282, **282**
- *Achillea millefolium* (milenrama), 35
- Acidez, 80, 580
- Ácido
  - aspártico, conversión, 128
  - carbónico, 79, 114
  - málico, 128, 129
  - nítrico, 504
  - sulfúrico, 511
- Acidosis, 159
- *Acipenser fulvescens* (esturión de lago), 624
- Aclimatación, 154
- *Acrocephalus schoenobaenus* (carricerín común), 177
- Acta de Especies en Peligro, 1973, EEUU, 638
- Actividad
  - de las manchas solares, 62
  - humana. *Véase también* Humanos
    - apropiación de la PPN, 458-459
    - cambio climático y, 675-680
    - ciclo
      - del azufre y, 513
      - del nitrógeno y, 506-507
    - deforestación, **631**
    - dispersión asistida por, 211
    - extinciones y, 587, 631
    - formación de lagos por, 547, 548
    - impacto sobre el paisaje, 417-418
- Activismo, formas de, 3
- Acuífero/s
  - de los Altiplanos-Ogallala, 70, **70**
  - permeabilidad de los, 70
- *Acyrthosiphon pisum* (pulgón verde de la alfalfa), 323, **323**
- *Adalia bipunctata* (mariquita de dos puntos), 387
- Adams, Charles, 6
- Adaptaciones
  - a la disponibilidad de nutrientes, 133-136
  - a la intensidad de luz, 118-121, 124-126
  - a las aguas corrientes, 553-556
  - a temperaturas extremas, 131-132
  - animales, 139-171
  - compromisos, 35, 39-40
  - constricciones y, 35, 39-40
    - ambientales y, 117-118
  - definición, 17, 35
  - en ecosistemas terrestres, 521-524
  - evolución y, 17-42
  - genética y, 6
  - vegetales, 108-138, **381**
- *Adenostoma fasciculatum* (chamizo), 533
- Administración Nacional para los Oceanos y la Atmosfera (NOAA), 447, **661**
- ADN (ácido desoxirribonucleico), 26-27, **27**, 30, 38
- *Aedes aegypti* (mosquitos), 679
- Aerosoles, 661, **664**
- Áfidos/pulgones, reproducción, 173
- Afloramiento, 82, **82**
- Agalla
  - de las piñas, **331**
  - en bola
    - de la vara de oro, 330, **331**
    - del roble, **331**
  - globular de las hojas del nogal americano, **331**
- Agencia
  - de Protección Ambiental (EPA), EEUU, 70, 609
  - para el Control de Alimentos y Fármacos (FDA), EEUU, 38
- Agrawal, Anurag, 318
- Agricultura
  - biomasa de cosecha en pie, 445
  - cambios/variaciones regionales, **674**, 675
  - compromisos, 608-610
  - comunidades de campos viejos, 394-395
  - control de malas hierbas, 294-295
  - de roza y quema, 605-606, **606**, 607
  - ecosistemas de pradera y, 633
  - efectos del calentamiento global, 673-675
  - entradas de energía, 605, 608
  - fertilizantes, 507
  - industrializada, 607-608, **607**
  - mecanización de, 599
  - reducción de la superficie para, **395**
  - rendimientos energéticos, 608
  - salidas de nutrientes, 500
  - sostenibilidad, 610-611
  - tradicional, 606, **607**
- Agróstide
  - canina *(Agrostis canina)*, **135**
  - estolonífera (*Agrostis stolonifera*), **135**
- *Agrostis* spp.
  - *A. canina* (agróstide canina), **135**
  - *A. stolonifera* (agróstide estolonífera), **135**
- Agua
  - capilar, 97
  - circulación del, 111-114
  - conservación, 611
  - de lluvia, 506
  - demanda por parte de los vegetales, 126, 128-130
  - densidad, 72
  - difusión del oxígeno desde el, 76-78
  - en el aire, 57
  - en la fotosíntesis, 109
  - en las células vivas, 68
  - estratificación del oxígeno en el, 76-78
  - estructura de, **72**
  - humedad del suelo, 97-98, **98**
  - importancia de, 161-162
  - minerales en, 76
  - movimientos del, 81-82
  - perturbaciones, 433-434

  - producción primaria neta y, 446-450
  - propiedades
    - como solvente, 76
    - físicas, 71-73
  - protección, 611
  - radiación solar absorbida, **74**
  - salinidad, 145
  - transpiración, 111
  - transporte en los vegetales, **112**
  - viscosidad, 73
  - para consumo
    - calidad del agua de los pozos, 609
    - reducción, 604
    - salinidad de, 145
  - subterránea, 69, 70, 102
- Águila calva, 194
- Ahlen, Ingemar, 259
- Aire
  - circulación, 54-56
  - contenido en humedad del, 56-58
  - densidad, **54**
  - presión de saturación de vapor y, 57
  - presiones, 51, **54**
  - temperaturas, 51-52, 53, 54, **54**
- Aislamiento, 148, 156
  - de especies, 261
  - genético, 30-32
  - geográfico, 34, 35, **39**
  - Poole Basin, Inglaterra, **423**
  - reproductivo, 32-34
  - temporal, 31
- Álamo
  - de hoja estrecha *(Populus angustifolia)*, 187
  - temblón americano, 143
- *Alaria fistulosa* (sargazo), 397, **398**
- Alaska, ecosistemas forestales, **5**
- Albinismo, 29
- Alcaloides, 319, 340
- Alcas *(Alcidae)*, 156
- Alce americano *(Alces alces)*, 145, 377, 539
- *Alcidae* (alcas), 156
- Alcornoque *(Quercus suber)*, 533
- Alcuela oscura *(Ptychoramphus aleuticus)*, 247
- Aldosterona, 145
- Alelos, 27
- Alfalfa *(Medicago sativa)*, 323
- Alfisoles, **100**, **101**, 527, 533, 536
- Algas. *Véase también* Líquenes
  - *(Ascophyllum nodosum)*, 571
  - constructores de arrecifes, corales y, 564
  - coralinas, 338
  - en arroyos y ríos, 553
  - en lagos, 549
  - macroalgas, 398
  - pardas, 571
  - rojas, 560
- Algodón, 674
- Alisos *(Alnus spp.)*, 396, 403
- Allee, W.C., 7, 232
- Almacenamiento de calor corporal, 159
- Almeja *(Mercenaria mercenaria)*, 362
- *Alnus* spp. (alisos), 396
- *Alopex lagopus* (zorro ártico), 542
- *Alosa* (sábalo), 559
- *Alsophila pometaria* (gusano otoñal del cancro), 318
- Altitud. *Véase* Gradientes de elevación
- Alumnio, 81, 99
- Ambiente
  - acuático, 68-86
    - acidez en, 79-81
    - atenuación de la luz en, 92-93
    - captación de carbono en vegetales, 114-115
    - ciclo del carbono, **501**
    - comunidades, 359
    - descomposición en, 482-483
    - estratos, 360
    - movimientos del agua, 81-82
    - organismos capaces de flotar, 163
    - vista en sección, **359**
  - cambios alogénicos, 408
  - componentes del, 3
  - interacciones de los organismos con, 4-5
  - límite sobre las poblaciones, 235-237
  - sostenibilidad, 601
  - tamaño corporal y, 44-45
  - terrestre, 87-105
    - absorción de carbono en vegetales, 114-115
    - constricciones, 88-89
  - tolerancias, 370-371
  - xéricos, 453
- *Amblyrhynchus cristatus* (iguanas marinas), 150-151
- Ambrosía *(Ambrosia artemissifolia)*, 397
- *Ambystoma maculatum* (salamandra moteada), 189
- Aminoácidos, 141
- *Ammodramus savannarum* (gorrión chapulín), **247**, 426
- *Ammophila breviligulata* (barrón de playa americano), 396
- *Ammospiza*
  - *caudacuta* (gorrión playero de cola afilada), 575
  - *maritima* (gorrión playero), 575
- Amonificación, 506
- Amonio, 484, 485, 496
- Análisis de costes y beneficios, 625-627
- Anders, William A, 2
- Andisoles, **100**, **101**, 525
- *Andropogon*
  - *gerardii*, 280-281, **281**
  - *virginicus* (junco de escoba), 397
- Anfibios, *Búsquense también por su nombre específico*, 181
- *Animal*
  - *Communities in Temperate America* (Shelford), 6
  - *Ecology* (Elton), 6
- Animales
  - adaptaciones, 139-171
  - captación de energía, 140-143
  - elementos esenciales, **134**
  - en busca de alimento, 309-312
  - impacto de la disponibilidad de minerales, 144-145
- Aniones, definición, 98
- *Anopheles* spp. (mosquitos), 329, 679
- Ánsar nival *(Chen caerulescens caerulescens)*, 437
- Antibióticos, uso de, 38
- Anticuerpos, producción de, 330
- Antígenos, 330
- Antracnosis *(Biscula destructiva)*, 333
- Anuales, plantas silvestres, 180
- *Apeltes quadracus* (espinoso), 575
- *Aphantopus hyperantus* (sortijitas), 265
- *Apodemus* spp.
- Apolo 8, 2
- Aposematismo, 314
- Apropiación antrópica de la producción primaria neta (AAPPN), 458-459, **459**
- Aprovisionamiento, 308-309, 310-311
- Arañas de agua *(Dolomedes* spp.), 73
- Árbol/es
  - anillos de crecimiento, 207
  - áreas de distribución cambiantes, 670
  - copas de, **90**
  - del ámbar *(Liquidambar styraciflua)*, 361
  - distribución de carbono, 521-522
  - perennes aciculifolios, 133
  - perennifolios. *Véase también* Bosques de coníferas, 133, 522, **523**
- Arbovirus, 329, 678
- Arbúsculos, 337, **337**
- Arbustos, distribución de carbono, 521-522
- *Arbutus unedo* (madroño), 533
- Arce
  - *(Acer spp.)*, 208, 410, **410**
  - azucarero *(Acer saccharum)*, **372**, 395
  - negro, **372**
  - rojo *(Acer rubrum)*, 198-199, **199**, **480**, **668**
- Archibebe común *(Tringa totanus)*, **307**
- Ardilla
  - gris
    - cambios del tamaño poblacional, **227**
    - curvas
      - de mortalidad, **223**
      - de supervivencia, **224**
    - distribución estable en clases de edad, **227**
    - estima de la edad, **206**
    - tabla
      - de fecundidad, 225
      - de proyección de la población, 226

    - de natalidad específica
      - de la edad, 224-226, **226**
    - de vida, **221**
  - listada
    - *(Tamias striatus)*, 159
    - alpina *(Eutamias alpinus)*, 286, **287**
    - competencia, 286-287, **287**
    - de San Bernardino *(Eutamias speciosus*), 286, **287**
    - del pino melis *(Eutamias amoenus)*, 286, **287**
    - pequeña *(Eutamias minimus)*, 286, **287**
  - roja
    - *(Sciurus hudsonicus)*, 539
    - europea *(Sciurus vulgaris)*, 184, **184**
  - voladora *(Glaucomys rolans)*, 164, **164**, **518**
- Área/s
  - de acción *(home range)*, 246, **247**, 267
  - de alimentación, 309-312
  - dinámica mínima, 641
  - foliar específica (AFE), 120, 124-125
  - gestionadas o protegidas, **648**
  - o tierras vírgenes, 646
  - protegidas, **646**, **648**
  - superficiales, **157**
- Arena, 396
  - móviles, **101**
- *Arenicola cristata* (lombriz de mar), 362, 573
- Aridez, adaptación a, **162**
- Aridisoles, **100**, **101**, 531
- *Arisaema triphyllum* (arisaro), 175
- Arisaro *(Arisaema triphyllum)*, 175
- *Armadillidium vulgare*, 177
- Armuelle silvestre *(Atriplex patula)*, 574
- Arrecifes
  - de coral
    - destrucción del hábitat, **633**
    - formación de, 563-564
    - peces, 142
  - de ostras, **559**
- Arroyo
  - cursos de agua
    - canales, **554**
    - circulación de nutrientes, 489-490
    - cuencas y, **553**
    - flujo, 554-555
    - movimiento de, 81
    - velocidad, **555**
    - vida en, **556**
  - del Oso (Bear Brook), **75**
- Arroz, 675
- Artemia *(Artemia)*, 37, **37**
- Artemisa *(Artemisia* spp.), 530, **530**
- *Ascaris* (nemátodos), 329
- Asclepias *(Asclepias* spp.*)*, 208, 318
- *Ascophyllum nodosum* (alga), 571
- Ashmole, N. Philip, 186
- Asociaciones, definición, 366
- *Aspidosperma cruenta*, **123**
- Aster blanca *(Aster ericoides)*, 397
- *Asterionella formosa*, 276, **276**
- Aterínidos *(Menidia menidia)*, 575
- Atmósfera
  - ciclo del agua, 68-69, 71, 111-114
  - circulación de masas de aire, 54-56
- Atracina, 294
- *Atriplex* spp. (cenizos), 129
  - *A. conifertifolia* (barrilla), 530
  - *A. lentiformis* (cenizón), **132**
  - *A. patula* (armuelle silvestre), 574
- Atún *(Thunnus* spp.), 161
- Aufwuchs, 551, 553
- Augspurger, Caroline, 121
- Austin, Mike, 282
- Australia, **525**
- Autoaclarado, 243
- Autótrofos, 107, 442-443, 445, 462
- Aves
  - bandadas, 201
  - carpintero chupasavia, 141
  - comedoras de semillas, 142
  - distribución vertical de especies, **360**
  - diversidad, 394-385, **385**
    - estacional, 594
  - en la dispersión de semillas, 208
  - estima de la edad, **206**
  - gallináceas, 181
  - glándulas secretoras de sal, 162-163
  - monogamia, 175
  - partes bucales, 140
  - poliandria, 175
  - respiración por, 146-147
  - sacos aéreos, 146
  - sistemas respiratorios, **146**
  - tendencias en la riqueza de especies, 670
  - tracto digestivo, **142**
- Avispas, 141, 181
  - solitarias excavadoras (Sphecidae), 314
- *Aythya collaris* (pato cabezón), **210**
- *Azotobacter*, 505
- Azúcares en la fotosíntesis, 109
- Azufre (S)
  - chimeneas hidrotermales, 562
  - funciones del, **134**
  - hierro y, 406
  - mineralización de, **483**

B

- Bacalao *(Gadus morhua)*, 181
- *Baccharis halimifolia* (hierba cana), 575
- Bacterias. *Búsquense también por su nombre específico*
  - descomposición, 472
  - fermentación, 336
  - fijadoras de nitrógeno, 336, **337**, 504-505
  - resistencia a los antibióticos, 38
- *Baetis tricaudatus* (efímeras), **323**
- Bagres, **155**
- Bahía de Florida, **399**, **420**, **421**
- Balance
  - del carbono, 116
  - energético
    - aprovisionamiento óptimo, 308, 310-311
    - esfuerzo reproductivo y, 177,180
    - intercambio ambiental y, 148-149
  - temperaturas de los vegetales y, 114-116
  - térmico, 160-161
- Ballena/s, 73, 147, 209, **210**, 289
  - gris *(Eschrichtius robustus)*, 209, **210**
  - jorobada *(Megaptera novaeangliae)*, 209
- Bancos, peces, 201
- Bandadas de aves, 201
- Bangladesh, 672, **673**
- Barnacla hawaiana *(Branta sandvicensis)*, 644
- Barrenadores, 556, **557**
- Barreras
  - de comportamiento, 31
  - geográficas, 198
  - geológicas, 32, 33
  - de comportamiento, 31
  - reproductivas, 31
- Barrilla *(Atriplex conifertifolia)*, 531
- Barrón de playa americano *(Ammophila breviligulata)*, 396
- Basidiomicetos, 476
- Basolo, Alexandra L., 178-179
- Bazzaz, Fakhri, 282
- Bentos, 562-563
- Berger, Joel, 377, 642
- Berteaux, Dominique, 245
- Bertness, Mark, 386
- *Betula* spp. (abedules), 34, 174
  - *B. alleghaniensis* (abedul amarillo), **121**, 396
  - *B. papyrifera* (abedul de las canoas), **121**
  - dispersión de semillas, 208
- Bicarbonatos, 80, 114, 504, 657
- Billings, Dwight, 397
- Biocenosis, 6
- Biogeografía
  - definición de, 519
  - insular, 426-428, **427**, 673
- Bioherbicidas, 295
- Bioluminiscencia, 74
- Biomas, 520
- Biomasa
  - en pie, 445, 457
  - medidas de, 445
  - pirámides, **467**
  - producción primaria neta y, **454**
  - vegetal, **450**
- *Biscula destructiva* (Antracnosis), 333
- *Bison bonasus* (bisonte europeo), 644
- Bisonte europeo *(Bison bonasus)*, 644
- Bivalvos, reproducción, 174

Blenios *(Malacoctenus)*, 167
Blount, Jonathan, 332
Blowouts, 398
Boiga irregularis (culebra arbórea café), 634
Bombacopsis sessilis, **123**
Bonan, Gordon, 680
Bonasa umbellus (grévol engolado), 419
Bordes
  cambios estructurales en, **422**
  definición, 418
  inducidos, 418
  inherentes, 418
  tipos de, **419**
Borelia burgdorferi, 329
Borman, F. Herbert, 438
Boro (B), **134**
Borrego cimarrón *(Ovis canadensis)*, 145, 335, 642, 643
Bosch, Carl, 484-485
Bosque/s
  abierto de acacias, 527
  boreales, **374**, **379**, 538-540
  caducifolios, **352**, **366**, 534-535
  de coníferas, 538-540, **539**
  de Harvard, Massachusetts, 670
  de los Apalaches, 535
  de miombos, 527
  de mopane, 527
  de ribera, 580, **580**
  de sargazos (kelp), 88, 356, 397, 560, 571
  experimental de Hubbard Brook, New Hampshire, 248, 395, 396, **396**
  mixtos de coníferas y caducifolios, **89**
  Nacional George Washington-Jefferson, Virginia, 199, 646
  Nacionales, 645, **647**
  secos tropicales, 525, 526
Boulding, Kenneth E., 2
Bounoua, Lahouari, 458
Boutin, Stan, 245
Bóveda del bosque, 359, **487**, 525
Branquias, **146**, 147, 162
Branta sandvicensis (barnacla hawaiana), 644
Braun, Lucy, 366
Briozoos, 197
Brotes, 143
Bubo virginianus (buho cornudo americano), 322
Bucles microbianos, 561
Buey almizclero *(Ovibos moschatus)*, 542
Búfalo cafre/africano *(Syncerus caffer)*, 333
Bufo spp.
  B. americanus (sapo americano), 31
  B. woodhousei fowleri (sapo de Fowler), 31
Buho
  cornudo americano *(Bubo virginianus)*, 322
  nival *(Nyctea scandiaca)*, 542
Bulawayo, Zimbabwe, **526**
Bycatch (captura de pesca accidental), 623

C

C. auratus (picamadero aliamarillo americano), 32, **33**
C. cater (picamadero alirrojo americano), 32
Cabras de las nieves *(Oreamnos americanus)*, 145
Cachalote *(Physeter catodon)*, 73
Cactaceae (cactus), 129
Cadenas tróficas, 356
  circulación de nutrientes en, 470-471
  de los detritívoros, 462, **463**
  de los herbívoros, 462, **463**, 464
  ecosistema, 462-463
  eficiencia de consumo y, 464-465
Cahill, James, 250, 388
Calamar, flotabilidad, 163
Calcificación, 99, **102**
Calcio (Ca)
  circulación, **498**
  funcionamiento de los vegetales y, 509
  mineralización del, **483**
  papel del, **134**
Calentamiento global, 127, 672-673
Calor
  adaptaciones a, **162**
  almacenamiento, 152
  coeficientes de transferencia, 153
  específico, 72
  extremos, 131
  intercambio, 115-116, **149**, 152-153, 160
  latente, 56, 71
  transferencia, 152
Calorías, definición, 72
Calothrix (cianobacteria), 505, 570
Cámaras respirométricas, 178-179
Camarón, cuidado parental, 181
Cambio/s
  alogénicos, 400
  ambientales abióticos, 408
  autogénicos, 400
  climático global, 653-682
Camellos, 160
Campos, 527
Cangrejo/s
  azul, 575
  de grandes pinzas *(Heterozius rotundifrons)*, 184, **184**
  de río, cuidado parental, 181
  depredación por, 573
  en la descomposición, 473
  fantasma *(Ocypode quadrata)*, 362, 572
  violinistas *(Uca spp.)*, **166**
Canguro/s, 144, 159
  gris *(Macropus giganteus)*, 537
  rojo *(Macropus rufus)*, 537
Canibalismo, 300, 374
Canis spp.
  C. latrans (coyotes), 322, 533
  C. lupus (lobos), 377, 636
  manadas, 246
Cañuela *(Festuca)*, **340**
Capa
  de caliche, 99
  de hielo
    de Wisconsin, **411**
    laurentina, 409
  herbácea, 359
  superficial, 148
  superior del suelo, **96**
Capacidad
  de agua disponible, 97
  de campo, 97, **98**
  de carga, 236, 239
  de intercambio catiónico (CIC), 98-99, **99**
Capital natural, 601
Caracol/es
  adaptaciones, 553
  cultivadores de hongos, 460-461
  de los pantanos *(Littoraria irrorata)*, **460**, 460-461
  línea de costa rocosa, 570
  proceso de descomposición y, 472
Caracteres
  dominantes, 26, 27
  recesivos, 26, 27
Características
  adaptaciones, 17
  físicas, 548
  heredables, 22-23, 24, 25, 26, **26**, 35, 39
Carbonato/s, 504, 563, 657
  cálcico, 76, 99, **102**
Carbonero común *(Parus major)*, 177, 247, **250**
Carbono (C)
  acumulación, **656**
  asimilación/incorporación/absorción, 114
  distribución de energía y, 452-454
  en tejidos vegetales, 474, 476
  energía química y, 107
  papel del, **134**
Cardos, 284, **286**
Carduelis tristis (jilguero canario), 20
Caretta caretta (tortuga boba), 183
Caribú/reno *(Rangifer tarandus)*, 217, **217**, **230**
Carnivorismo, descripción, 300
Carnívoros
  cadenas tróficas, 462
  definición, 141
  desierto, 531
  partes bucales, **140**
  sabana, 529
  tracto digestivo, **142**
Carotenoides, 332, 471
Carpe *(Carpinus caroliniana)*, 359, 361

Carpintero
  bellotero *(Melanerpes formicivorus),* 279
  chupasavia, 141
  (Colaptes spp.*),* 32, **33**
Carpinus caroliniana (carpe), 359, 361
Carreteras, como corredores, 428-429
Carricerín común *(Acrocephalus schoenobaenus),* 177
Carthamus lanatus, 284
Carya spp. (nogal americano), 361, **398**
Cascadas tróficas, **461**
Cascanueces americano *(Nucifraga columbiana)*, 342
Castanea dentata (castaño americano), 333, 352
Castaño americano *(Castanea dentata)*, 333, 352
Castor *(Castor canadensis)*, 143, 161, 175, 436-437
  dieta, 143
  intercambio de calor, 160
  monogamia, 175
  presas, 436, 548
Cationes, definición, 98
Catoptrophorus semipalmatus (playero aliblanco), 575
Cause, G. F., 275
Cavanillesia platanifolia, **123**
Cazar al acecho por parte de los depredadores, 315
Cebras *(Equus* spp.*)*, 537
Cedar Creek, estación de Investigación Ecológica a Largo Plazo (IELP), Minnesota, **12**
Ceiba pentandra, 121, **123**, **126**
Celebraciones del Día de la Tierra, 2
Células
  de circulación atmosférica, **54**. **55**
  de Ferrel, **55**, 56
  de Hadley, 55, **55**
  del mesófilo, 110
  en empalizada, 128, **128**
  polares, **55**, 56
Celulosa, 88, 141, 474, 476
Cenizón (*Atriplex lentiformis*), **132**
Cenizos *(Atriplex)*, 129
Centeno, **481**
Centro
  cercus urophasianus (urogallo de las artemisas), 533
  Nacional de Investigaciones Atmosféricas (NCAR), 680
  para el Control y la Prevención de Enfermedades (CDC), 38
Ceratitis capitata (mosca de la fruta), 231
Ceratotherium simum (rinoceronte blanco), 643
Cercidium spp. (palo verde), 531
Cerebro, 161, 164
Cereus giganteus (saguaro), 531
Cerezas, 208
Cerezo silvestre *(Prunus pennsylvanica)*, 396
Cernícalo vulgar *(Falco tinnunculus)*, 304
Cerrados, 527
Cervus elaphus (ciervo), 145, 175, 177, 209, **224**
Chamizo (*Adenostoma fasciculatum*), 533
Chancro *(Endothia parasitica)*, 333, 352
Chaparral, **422**, 533, **533**
Charcas de marea, 572, **572**
Charnov, Eric, 312
Chen caerulescens caerulescens (ánsar nival), 437
Chiloglottis trapeziformis, **341**
Chimeneas hidrotermales, 562, **563**
Chimpancés, 525
Chinche
  (Cosmopepla bimaculata), 313
  damisela *(Nabis* spp.*)*, 323
Chipe
  azul-negro, 248-249, **249**
  castaño *(Dendroica castanea)*, **307**
  de cara negra *(Geothlypis trichas)*, **187**
  encapuchado *(Wilsonia citrina)*, **187**, 384
  gusanero *(Helmintheros vermivorus)*, 424, **425**
  suelero *(Seiurus aurocapillus)*, **187**, 384, 424, **425**, 426
Chondrilla juncea (achicoria dulce), 282, **282**
Chopos/álamos *(Populus* spp.), 396
Choristoneura fumiferana (oruga de los brotes de las piceas), 251, **307**, 540
Chotacabras de Nutall (*Phalaenoptilus nuttallii*), 159
Christensen, Villy, **467**
«Chupaderos» o «lamederos» minerales, **145**
Cianobacterias, 505, 570
Cichla ocelatus (tucunaré), 270, 634, **634**
Ciclo
  biogeoquímicos, 470, 496-516
    compartimentos, 498
    conexiones, 514-515
    cuantificación, 498-499
    flujos, 498
    perspectivas globales, 500
    reservorios, 499
    tipos de, 497
  de barbecho, 619
  de Calvin-Benson, 109, **110**
  del agua, **69**, 68-69, 71, **71**, 444, 546, **547**
  del azufre, 511-512, 512, **512**, **513**
  del carbono, **656**
    ecosistemas terrestres, **501**
    flujo de energía, 500-502
    global, 503-504, **503**
    medios acuáticos, **501**
    variabilidad, 502-503, **502**
  del fósforo, 507-511, **511**
  del nitrógeno, **505**
    fijación del nitrógeno y, 504-507
    global, 506, **507**
    precipitación y, 479
  del oxígeno, 513-514
  depredador-presa, 372, 374
  diurnos, 49, **52**, 165
  gaseosos, 497
  hidrológico. *Véase* Ciclo del agua
  mareales, 167
  sedimentarios, 497
  vitales, patrones de, 172-192, **189**
Ciego, 141
Ciervo
  (Cervus elaphus), 145, 175, 177, 209
  de la pampa *(Ozotoceras bezoarticus)*, 537
  de Virginia *(Ococoileus virginianus)*, 34, 145, **166**, **251**, 436, **437**
  europeo *(Cervus elaphus)*, **224**
  mulo *(Odocoileus hemionus)*, 533
  partes bucales, **140**
Cigarras *(Magicicada spp.)*, 180, 315, **315**
Cigotos, 173
Circuitos oceánicos, 56
Circulación de nutrientes
  corrientes oceánicas, 492
  descomposición y, 470-495
  ecosistemas
    acuáticos, 487-489
    costeros, 491-492
    terrestres, 487-489
  en ecosistemas naturales, 604-605
  influencias de los ecosistemas en la, 483-487
  interna, 471
  sistemas con retroalimentación, 485-487, **486**
Clark, Colin W., 626
Clausen, J., 35
Clements, Frederic E., 366, 398, **412**, 520
Clethrionomys glareolus (topillo rojizo), 307
Clima
  cambio global, 653-682
  definición, 46
  diagramas, 526
  escala regional, 60-62
  especiación y, 32
  mediterráneos, 532-533, **532**
  riqueza de especies y, 588-590
Clinas, definición, 34
Cloro (Cl), **134**, 163
Clorofila, 109, 126, 133, **453**
Clorofluorocarburos (CFCs), 514, 660
  hidrogenados (CFCHs), 660
Clostridium, 505
Cobalto (Co), **134**
Cobre (Cu), **134**

- Cocodrilos, 181
- Cocolitofóridos, **561**
  - *Cochliomyia hominivorax* (larva de la moscarda de la carne), 231
- Codorniz de Virginia *(Colinus virginianus)*, 202, **206**, 644
- Cody, Martin, 185
- Coeficiente
  - de comunidad, 364
    - de Sorensen, 364
  - de descomposición, 475
- Coevolución, 313
- Coexistencia, 289-292
- Cohen, Joel E., 239
- Cohesión, propiedad de, 73
- Cohortes, 219, 221-223
- Cola
  - de espada *(Xiphophorus hellerim)*, 178, **178**
  - de zorro amarilla *(Setaria faberii)*, 291
- *Colaptes* spp. (carpinteros)
- Colectores
  - en aguas corrientes, **557**
  - filtradores, 555
  - recolectores, 555
- Colémbolos (Collembola), 473, **473**
- Colibrís (Trochilidae), 158, 159
- *Colinus virginianus* (codorniz de Virginia), 202, **206**, 644
- *Collema tunaeformae*, 506
- Coloide, definición, 98
- Colonización
  - extinción y, 257-259, **258**
  - proceso de, 404-405
  - sucesión y, 402
  - variación en tasas de, 266-267
- Coloración
  - críptica, 314
  - de advertencia, 314
  - depredación y, 176-177
  - destelleante, 314
- Colorín azul *(Passerina cyanea)*, 419
- Columbia Británica, **617**
- Comadrejas *(Mustela nivalis)*, 175, 307, **308**
- Combustibles fósiles, 7, 504, 609, 654, 661
- Comensalismo, 335
  - indirecto, 376
- Comisión Pew de investigación oceánica, 485
- Competencia
  - a lo largo de gradientes ambientales, 293-294
  - aparente, 375, **376**
  - comedores de semillas, **293**
  - complejidad, 294-296
  - de pelea, 240
  - de torneo, 240
  - ecuaciones para, 273
  - entre
    - diatomeas, **276**
    - poblaciones, 5
    - protozoos, **276**
  - estrategas K, 189
  - factores independientes de los recursos, 278
  - gradientes ambientales y, 381-383
  - interacciones entre especies y, 381-383
  - interespecífica, 272-298
  - intraespecífica, 241-243
  - modelo de Lotka-Volterra, **274**
  - nichos de las especies, 287-289
  - por la luz, 388
  - por las raíces, **251**
  - por los recursos, 279, 282
    - subterráneos, 388
  - recursos y, 240
  - selección intrasexual y, 176
  - variación temporal y, 278-279
- Componentes
  - abióticos, 4
  - bióticos, 4
- Comportamiento
  - de cortejo, 31-32
    - barreras, 31
    - exhibición, 31, 177
  - sociales, 245-246
- Composición
  - del agua marina, 76, **77**
  - florística inicial, 398
- Compromisos
  - adaptaciones y, 35, 39-40
  - comunidades de las marismas, 382-382
  - constricciones ambientales y, 117
  - ectotermia, 157-158
  - endotermia, 157-158
  - interacción entre especies y, **380**, 380-383
  - interpretación de, 182
  - relaciones causa-efecto, 14
  - selección natural y, 36
- Compuestos cianogénicos, 319
- Comunicación, llamadas de alarma, 314
- Comunidades
  - arbustivas de matorral, 533
  - cambios a lo largo del tiempo, 393-396
  - campo viejo, 394, **402**
  - de los campos viejos, **402**
  - de praderas marinas, 398, 487, 558-559
  - de robles y castaños, 366
  - definición, 5, 350
  - estructuras, 350-369, 370-390, 409-412, 423
    - física, 358-360
  - grupos funcionales de especies, 358
  - límites entre, 363-366
  - modelos de, **367**
  - proyectos de restauración, 348-349
  - similitud, 364
  - terrestres, 358-359, **359**
  - visiones opuestas de, 366-367
  - vista en sección, **359**
  - zonación, 361-362
- Concepto
  - de especie morfológica, 30
  - del continuo, 367, **367**
  - holístico de la comunidad, 366
  - individualista, 367, 368
- Condensación, 56
- Condiciones anaeróbicas, 506
- Cóndor de California *(Gymnogyps californianus)*, 644
- Conducción, 50
- Conductas
  - agresivas
    - ardillas listadas, 286
    - densidad de presas y, 306
    - interespecíficas, 286
  - de apareamiento, 31, 175, 246
  - migratorias, 166
- Conductividad, 148
  - térmica, 152
- Conectancia, redes tróficas, 373
- Conejo *(Oryctolagus cuniculus)*, 145, 245, 266
- Conexiones, en redes tróficas, 356
- Confer, John, 330
- Conferencia Mundial de las Naciones Unidas, 650
- Congelación, sobrenfriamiento, 160
- Coníferas, defensas, 320
- Connell, Joseph, 293, 400, 405
- *Connochaetes taurinus* (ñu), 333
- *Conopholis chaceae* (orobanque), 329
- Conservación
  - de hábitats, 644
  - ética ambiental, 650
  - protección de poblaciones, 640-643
- Constante de Stefan-Boltzman, 50
- Constricciones, 35, 39-40
- Consumidores
  - cadenas tróficas, **467**
  - circulación de nutrientes y, 6
  - ecología del ecosistema, 443
  - eficiencia de producción, 459
  - en ecosistemas fluviales, 557, **558**
  - en marismas/marjales, 460-461
- Consumo
  - competencia interespecífica en, 272-273
  - densidad de presas y, 303-306, **305**
  - eficiencia, 464
  - herbívoros, **457**
  - per cápita, **300**
  - uso de los recursos y, **602**
- Contaminación
  - atmosférica, 354
  - carreteras y, 429
  - destrucción de hábitats, 632-633
  - estrés en peces, 624
  - por nitratos, 485
  - rendimientos sostenidos y, 604
- *Contopus virens* (pibí oriental), 384, 424, **425**
- Contrafuertes, selva húmeda, 525
- Contraste de hipótesis, 9, 14

- Control
  - biológicos, 231
  - de las malas hierbas, 294-295
  - por los
    - depredadores (*top-down*), 461
    - recursos (*bottom-up*), 379
- Convención sobre la Biodiversidad, 650
- Copépodos, 561, 573
- Copper River, Alaska, 194
- Coprofagia, 141
- Corales
  - anatomía de los pólipos, 564
  - como organismos modulares, 197
  - diversidad, 564
  - formadores de arrecifes, 336
- Coraza protectora, 314
- Cordelera de las marismas *(Spartina alterniflora))*, 382-383, **460**, 460-461, **477**, 574
- *Cordia alliodora*, **123**
- *Coreopsis tripteris*, 280-281, **281**
- Coriolis, G. C., 55
- Cornejo
  - (*Cornus* spp.), 359
  - florido *(Cornus florida)*, 333
- *Cornus* spp. (cornejo), 333, 359
- Corredores, definición, 428-429
- Correlimos, 175
- Corrientes oceánicas, 56
- Corta a matarrasa, 438, 613-614, 626-627
- *Cosmopepla bimaculata* (chinche), 313
- *Costaria costata*, 398
- Costas fangosas, 572-574
- Costes, aprovisionamiento y, 308
- *Cotesia marginiventris* (avispa parasitoide), 321
- Cotídidos *(Cottidae)*, 167
- Cotiledones, 122, **123**
- Cowles, Henry, 398
- Coyotes *(Canis latrans)*, **140**, 322, 533
- Crecimiento
  - anillos de los árboles, 207
  - árboles del bosque, **121**
  - clónico, 197
  - de recursos per capita, **601**
  - diapausa, 166
  - elementos esenciales, **134**
  - ganancia de carbono y, **116**, 117
  - indeterminado, 181
  - modular, **197**
  - poblacional, 204-208, 215-234
    - depredación y, 300-301
    - exponencial, 216-218, **217**
    - factores independientes de la densidad, 250-252
    - geométrico, 228
    - humano, 598-629
    - límites ambientales al, 235-237
    - modelo
      - exponencial de, 237, **238**
      - logístico de, 237, **237**, 238, **238,** 273
    - regulación interespecífica, 235-254
    - representación gráfica del, **216**
    - tamaño poblacional y, **217**
    - territorialidad y, 246-247, 250
  - superior, 272
  - tasas, **123**, 180, **180**
- Crick, Francis, 27
- Crioturbación, 541
- *Crocuta crocuta* (hienas), 537
- Cromosomas, 27, 28
  - homólogos, 27
- Cronosecuencias, 404
- Cronoseries, 404
- Crustáceos. *Búsquense también por su nombre específico*, 181
- Cubierta de hielo / glaciares, **101**
- Cuenca
  - del Walker Branch, Tennessee, **360**
  - hídricas, 553, **553**
- Cuerpos negros, 50
- Culebra
  - arbórea café (*Boiga irregularis*), 634
  - listada elegante *(Thamnophis elegans)*, **154**, 186
  - ratonera *(Pituophis melanoleucus)*, 314
  - vulpina / serpiente zorro *(Elaphe vulpina)*, 314
- Cultivos. *Véase* Agricultura
  - aves, 142
- Cuñas de agua marina, 491
- Currie, David J., 588, 589, 666
- Curvas
  - acumulativas, **592**, 593
  - de mortalidad, 223-224, **223**
  - de rarefacción, 592-593
  - de supervivencia, 223-224, **224**
- Cutículas enceradas, 88
- *Cymathera triplicata*, **398**
- Cyr, Helene, 464

D

- *Danaus plexippus* (mariposa monarca), 320
- Daphne Mayor, Islas Galápagos, **19**
- *Daphnia*, 376
- Darlington, P., 427
- Darwin,
  - Charles, 6, **18**
  - Erasmus, 23
- Datos
  - categóricos, 9
  - clasificación de, 9
  - continuos, 9, 20
  - discretos, 9
  - ecológicos
    - clasificación, 9
    - exponer, 10-11
  - nominales, 9
  - numéricos, 9
  - ordinales, 9
- Davies,
  - Nicholas B., 308
  - Stuart, 119
- Davis, Margaret, 410
- Dayan, Tamar, 291
- DDT, 612-613
- DeCandolle, A., 519
- Defensa
  - conductual, 314
  - constitutivas, 315
  - frente a la depredación, 313
  - inducidas, 315
  - químicas, 313, 320, 330
- Deforestación, 631, 655
- Delfines, 147
- Deltas de rio, 553
  - Okavango, Botswana, **576**
- Densidad
  - absoluta, 201
  - determinación de la, 202-204
  - ecológica, 202
  - poblacional, 200, **201**
    - a través del tiempo, 237, **237**
    - crecimiento de renacuajos y, **242**
    - definición, 200
    - heterogeneidad del hábitat y, 263
    - regulación por parásitos, 332-335
    - regulación, **240**
- Departamento de Agricultura, EEUU, 645
- Dependencia de la densidad, 237-238, 240
- Deposición
  - húmeda, 498
  - seca, 498
- Depredación, 299-326
  - aprovisionamiento y, 312-313
  - clave, 375
  - coloración y, 176
  - formas de, 300
  - modelo matemático de, 300-301
- Depredadores
  - asignación de tiempo, 305
  - coevolución de presas y, 313
  - como especies clave, 353
  - comunidades de las praderas herbáceas, **357**
  - crecimiento poblacional, 301
  - defensas de las presas, 313-315
  - densidad de presas y, 306-308
  - dieta, 5
  - dinámica de las presas y, 322-324
  - en marismas/marjales de pradera, 582
  - estratégias de caza, 315, 318
  - habitantes de las playas, 573
  - posición en las redes tróficas, **374**
  - producción de descendencia, **300**
  - superiores, 356
- Depresión por endogamia, 232
- Deriva genética, 232
- Derivadas, 218-219
- Descendencia, inversión parental, 181
- Descomponedores, 443
- Descomposición
  - circulación de nutrientes y, 470-495
  - ecosistemas terrestres, **471**
  - en marismas/marjales, 491
  - estudio de, 473, 474, 476

  - hojas, **483**
  - influencias sobre, 474-476, 476-477
  - lluvia y, **479**
  - proceso de, 472-473
  - sucesión y, 405-407
  - tasa de, 475
  - temperatura y, 477, **480**
- Descubre la vida en América (DLIA), 354
- Descuentos, 626
- Desecación, 88
- Deshidratación, 162
- Desierto
  - de Chihuahua, 530, **531**
  - de Gobi, 530
  - de Mojave, 530
  - de Namibia, África, 106, 530
  - de Sonora, 530
  - del Kalahari, 530
  - del Sahara, 529
  - del Turkestan, 530
  - distribución geográfica, **529**
  - ecosistemas, **519**, 529-532
  - Kara-Kum, Turkmenistan, **201**, 529
  - Karoo, Africa, 519, 530
  - polares, 541
  - praderas, 537
- *Desmognanthus ochophaeus* (salamandras de las Montañas Allegheny), 180
- Desnitrificación, 506
- Desplazamiento de caracteres, 294, **296**
- Desviación estándar, **24**, 24-25
- Detritívoros, 141, 472
- DeWit, C. T., 239
- Diagramas rango-abundancia, 351, **353**
- Diamante mandarín, 332
- Diapausa, 166
- Diatomeas, 276, 575
- *Diceros bicornis* (rinoceronte negro), 643, **643**, 644, **644**
- Diente
  - de león *(Taraxacum officinale)*, 208
  - gato, **292**
- Diferenciación de nicho, 290
- Difosfato de adenosina (ADP), 109
- Difusión, 77, 79, 111
- *Digitaria sanguinalis* (garrachuelo), 397
- Dillon, P. J., 452
- Dimorfismo sexual, 178-179
- Dinámica
  - de la comunidad, 391-415
  - poblacional, 229, 344
- Dinoflagelados, 575
- Dióxido
  - de azufre, 660
  - de carbono
    - asimilación/incorporación/absorción, 504, 656-657
    - atmosférico, **654**, 654-656
    - cambios en, 676-677
    - destino de las emisiones, 655
    - difusión, 78, **78**, 114
    - en la fotosíntesis, 109, 128
    - entradas anuales, 655
    - liberación de, **480**
    - pH y, **81**
    - registro histórico, **654**
    - respuestas de los vegetales, 657-659
    - solubilidad de, 79
  - de nitrógeno, 507
- *Dipodomys merriami* (rata canguro de Merriam), 252
- *Disholcaspis globulus* (avispa de las agallas), **331**
- Disolución, 76
- Dispersión
  - asistida por el hombre, 211
  - corredores y, 428-429
  - dependiente de la densidad, 245
  - intrapoblacional, 208
  - metapoblaciones y, 257
  - semillas, 266
- Distribución/es, 198
  - bimodales, **23**
  - estable en clases de edad, 227, **227**
  - normal, 24
- Diversidad
  - alfa, 594
  - biológica
    - a lo largo del tiempo geológico, 585-586
    - medidas de, 354-355
    - patrones a gran escala de, 585-596
    - patrones de, **587**
    - variación geogràfica en, **587**
  - gamma, 594
  - local (alfa), 594
  - regional (gamma), 594
  - *Véase también* Diversidad biológica; Riqueza de especies
    - características de los fragmentos/parcelas y, 422-426
    - definición de, 351-352
    - dominancia, 352
    - durante la sucesión secundaria, 404-405, **404**, **405**
    - efecto borde, 419
    - índices, 351
    - inventarios de todas las especies, **355**
    - medidas de, 354-355
    - nivel de la comunidad, 383-385
    - producción y, 591, 594
    - puntos calientes, 640
    - variación geográfica en, 588
- Dodson, Stanley, 376
- *Dolomedes* spp. (arañas de agua), 73
- Domesticación, 188
- Dominancia
  - cambios, 401
  - diversidad y, 352
  - estructuras sociales y, 246
  - incompleta, 27
- Dominante, definición, 352
- *Dorosoma cepedianum* (sábalo), 183
- Downing, John, 451
- Duggins, David, 397
- *Dumetella carolinensis* (maullador gris), 424, **425**
- Dunas costeras, **436**
- Duración
  - crítica del día, 166
  - del día, estacional, 164-167
- Dye, Peter, 279

E

- *E. alpinus* (ardilla listada alpina), 286, **287**
- *E. amoenus* (ardilla listada del pino melis), 286, **287**
- *E. minimus* (ardilla listada pequeña), 286, **287**
- *E. speciosus* (ardilla listada de San Bernardino), 286, **287**
- Ébola, virus, 334
- Ecología
  - biogeográfica, 518-519
  - de comunidades, 7
  - de la conservación, 7
  - de la restauración, 7, 649-650
  - de los ecosistemas, 442-443
  - de poblaciones, 7
  - definición, 3
  - del comportamiento, 7
  - del paisaje, 7, 416-441
  - el factor humano, 8
  - escala global, 679
  - evolutiva, 7
  - fisiológica, 7
  - global, 7
  - historia de, 5-7
  - humana, 598-599
  - unidades básicas de, 14
- *Ecológica*
  - *Animal Geography* (Hesse), 6
  - *l Applications* (Revista), 8
- *Ecology* (revista), 8
- Economía, 625-627
- Ecosistema
  - abiertos, 443
  - acuáticos, 546-568
    - ambientes cambiantes, 557
    - ciclo del fósforo, **510**
    - circulación de nutrientes, 487-489
    - destrucción de hábitats, 633
    - especies invasoras, 633
    - herbivorismo en, 464
    - tipo aguas corrientes, 482, 497, 552-553
    - variaciones estacionales, **488**
  - cerrado, 443
  - costero, 338-339, 491-492, 672-673
  - desértico de matorral, **519**
  - fluviales, 489-491, 550, **558**, 558-559
  - forestales (bosques)
    - aclarado / tala, 396, 617, **617**, **633**
    - Alaska, **5**

    - circulación del calcio, **498**
    - comunidades, **365**, 394
      - de la bóveda, 359
    - diversidad en, 383-384
    - eficiencia de consumo, 465
    - fragmentación, 426
    - fuegos a ras de suelo, **436**
    - mosaico del paisaje, **438**
    - patrones de flujo de energía, **466**
    - producción primaria neta relativa, 454
    - productos derivados de, **614**
    - profundidad de las raíces, **619**
    - sotobosque, 359
    - suelo del bosque, 360
    - zona templada, **534**, 534-536, **535**
  - lagunares , 452
  - lénticos, 546
  - lóticos, 546
  - marino
    - costero, 82-83
    - diversidad, 591, 594
    - pirámides de biomasa, **467**
    - producción, 591, 594
      - primaria neta relativa, 452
  - naturales, 604-605
  - terrestres, 520-545
    - ciclo
      - de fósforo, **510**
      - del carbono, **501**
    - circulación de nutrientes, **471**, 487-489
    - riqueza de especies en, 588-590
  - *Véase también* Ecosistemas acuáticos; Ecosistemas terrestres
    - abierto, 443
    - cadenas tróficas, 462-463
    - cambios climáticos, 662-670
    - cambios en la distribución de, 670-672
    - cerrado, 443
    - definición, 4, 442
    - entradas de nutrientes, 498-499
    - jerarquía de componentes, 5
    - salidas de nutrientes, 499-500
    - servicios, 604
  - urbanos, 65
- Ecotipo, descripción, 34
- Ecotono, definición, 419
- Ectomicorrizas, 337, **337**
- Ectoparásitos, 328
- Ectotermia, 149, 157-158
- Ectotermo, **462**
- Ecuaciones diferenciales, 218-219
- Ecuador. *Véase también* Latitud, **82**, 449
- Edad/envejecimiento
  - distribuciones, 227
  - esperanza de vida y, 222
  - estima de, **206**
  - estructura poblacional, 204-208
  - fecundidad y, 181-184
  - madurez sexual y, 243
  - pirámides, **207**
  - producción primaria y, 455-456
  - proporciones sexuales/razón de sexos y, 208
  - tablas de vida, 218-221
  - tasas de
    - mortalidad específicas de, 221
    - natalidad y, 224-226
- Efecto
  - Allee, **230**, 231, 232, 240
  - borde, 419
  - de Coriolis, 55, **55**, **82**
  - de la isla caliente, 65
  - fertilizante, 658
  - filtro, 429
  - invernadero, 47, **48**, 654, 670
  - salvamento, 264
- Eficiencia, 18, 308
  - de asimilación, 458
  - de producción, 459, **462**
  - en el uso del agua, 113
  - trófica, 466
- Efímeras
  - *(Baetis tricaudatus)*, **323**
  - (Ephemeroptera), 73, 180, 323
- Egler, F., 398
- Ehrlich,
  - Mary, 378
  - Paul, 255, 265, 378
- El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), 62, **63**, **64**, 151, 248-249
- *El origen de las especies* (Darwin), 3, 18, 23, 29, 32-34
- *Elaphe vulpina* (culebra vulpina, serpiente zorro), 314
- Elección de pareja, 30, 176-177, 178-179, **179**
- Elefante, 144, 356, 436
  - africano *(Loxodonta africana)*, 144-145, 436
- Elementos esenciales, **134**
- Eliminación de vecinos (EV), 386-387
  - con sombreado (EVS), 386-387
- Eliosomas, 343
- Elton, Charles, 6
- *Emerita talpoida* (topo de mar), 362, 574
- Emerson, A. E., 7
- Emery, Nancy, 382
- Emigración, 208
- Emigrantes, 257, 264-265
- *Empidonax*
  - *oberholseri* (mosquero oscuro), 279
  - *wrightii* (mosquero gris), 279
- Encina *(Quercus ilex)*, 533
- Encuentros, competencia, 272-273
- Endogamia, 232
- Endomicorrizas, 337, **337**
- Endoparásitos, 328
- Endotermia, 149, 157-158
- Endotermo, **462**
- *Endothia parasitica* (Chancro), 333, 352
- Enea/espadaña de hoja estrecha *(Typha angustifolia)*, 185, 287-288, **288**, 289
- Enea/espadaña sureña *(Typha domingensis)*, 185
- Energía
  - cinética, 445
  - conservación, 159
  - distribución de, 452-454
  - exhibición de cortejo y, 178
  - fijación, 445-446
  - potencial, 445
  - prácticas agrícolas y, 605
  - química, 107
  - radiación solar, 46-47
  - radiante, 50
  - solar
    - almacenamiento de, 107
    - corrientes oceánicas y, 56
    - espectro electromagnético, **49**
    - fotosíntesis y, 109-110
    - reparto de, **48**
    - usos de, 444
  - térmica, **49**
- Enfermedad de Lyme, 329
- Enfriamiento adiabático, 53
- *Enhydra lutris* (nutria marina), 356
- Enlaces covalentes, 71
- *Ensatina escholtzii* (salamandras), 35, **40**
- Entisoles, **100**, **101**, 527, 531
- *Entophysalis* (alga verde), 570
- Entropía, 445
- Eperlano arcoiris *(Osmerus mordax)*, 624-625
- Ephemeroptera (efímeras), 73, 180, 323
- *Epifagus virginiana* (gotas de las hayas), 329
- Epifauna, en playas, 572
- Epilimnion, 74, **74**, 360, 488-489, **488**
- Equilibrio hídrico, 88, 162-163
- Equinoccio/s, 49, **51**
  - otoñal, 49, **51**
  - vernal, 49
- Equitatividad de especies, 351
- *Equus* spp. (cebras), 537
- *Erethizon dorsatum* (puercoespín), 540
- *Erigeron canadensis* (humagón), 243, **243**
- Erizo
  - de mar, 356
  - plano, 573
- Erosión
  - dunas costeras de arena, **436**
  - salidas de nutrientes, 500
- Error
  - estándar, 25
  - muestral, 25
- Escala/s
  - de perturbación, 432
  - intraterritorial, 257
  - local, 257
  - regionales, 257
- Escarabajos
  - *Ambrosia*, 406
  - de la corteza del olmo *(Scolytus multistriatus, Hylurgopinus rufipes)*, 329

  - de la familia *Tenebrionidae (Stenocara* spp.*)*, 106
  - de la madera, 141
  - del algodoncillo (*Oncopeltus* spp.), 185
  - del género *Tetraopes spp.*, 318
  - en la descomposición, 473-474
- *Eschrichtius robustus* (ballena gris), 209, **210**
- esfuerzo reproductivo y, 184-186
  - riqueza de especies y, **589**, **591**
- Espada
  - Montezuma *(Xiphophorus montezumae)*, 178
  - plateada *(Argyroxiphium* spp.), 180
- Espadaña/enea *(Typha* spp.*)*, 287-288, **288**
  - común *(Typha latifolia)*, 185, 287-288, **288**, 289
- Especiación
  - alopátrica, 32, **33**
  - geográfica, **33**
  - poliploidia y, 34
  - procesos de, 32-34
  - simpátrica, 32, **33**
  - tipos de, 32, **33**
  - variación geográfica y, 34
- Especie
  - alopátricas, 32
  - amenazadas, 635, **639**
  - anillo, 35
  - basal, 356
  - biológica, concepto de, 30
  - clave, 352-353
  - de espinosos, **36**
  - de interior, 424, **425**, 426
  - del borde, 419, **425,** 426
  - en peligro, 635, 638
    - crítico, 635
  - endémicas, 635, 639
  - exóticas, 633-634
  - foránea, 633-634
  - intermediarias, 356
  - intolerantes a la sombra, 120
    - árboles del bosque, **121**
    - compromisos en la sucesión, 401
    - supervivencia de plantones, 121, 122-123, **126**
    - tala de clarianas, 438
  - invasoras, 354, 633-634
  - iteróparas, 180, 358
  - pioneras, 393
  - que cambian de sexo, 175
  - simpátricas, 32
  - tardías de la sucesión, 394
  - tempranas de la sucesión, 393
  - tolerantes a la sombra, 120
    - árboles del bosque, **121**
    - compromisos en la sucesión, 401
    - supervivencia de plantones, 121, 122-123, **126**
  - vulnerables, 635
    - aislamiento genético y, 30-32
    - descripciones de, 585
    - grupos sociales, 201
    - nichos, 287-289
- Espectros electromagnéticos, **49**
- Esperanza de vida, 222
- Espiga de agua *(Potamogeton)*, **29**, 549
- Espinoso
  - (*Apeltes quadracus*), 575
  - *(Gasterosteus* spp.), 36
- Espliego de mar *(Limonium carolinianum)*, 574
- Espodosol, **100**, 540
  - distribución, **101**
- Esponjas, 197
- Esqueletos, función de, 88
- Esquistosomas, 678
- Estación
  - de crecimiento, **448**
  - de cría, **304**
  - Experimental de Rothamsted, Gran Bretaña, 385, **454**
- Estadios serales, 392
- Estadística
  - de resumen, 20
  - descriptiva, 20-21
- Estado
  - estacionario, 438
  - operativos, 615
- Estepas, 537
- Estequiometría, 515
- Estimas de supervivencia, **248**
- Estocasticidad
  - ambiental, 229, 265
  - demográfica, 229
  - extinciones, 637
- Estoma, 111
  - función, 88, 111, 126
  - pérdida de agua y, 114
  - plantas CAM, 129
- Estomago, función, 142
- Estrategas
  - de la K, 189
  - de la *r*, 189
- Estrategia
  - competitivas (C), **189**, 190
  - de emboscada, 315
  - de tolerancia al estrés (S), **189**, 190
  - ruderal (R), **189**, 190
- estratificación, 548, **548**
  - vegetación, 549
- Estratoesfera, 52
- Estratopausa, 52
- Estrella de mar, 573
- Estrés hídrico, 111, 126
- Estructuras metapoblacionales
  - continente-isla, 264-265
- Estuarios, **559**
  - calentamiento global y, 673
  - circulación hacia dentro, 558-559
  - constricciones ambientales, 83-84
  - definición, 491
  - trampa de nutrientes, **492**
- Esturión *(Acipenser fulvescens)*, 624
- Ética ambiental, 650
- Eucalipto mentolado *(Eucalyptus dives)*, **120**, **130**, 242, **242**
- *Eucalyptus* spp., 533
  - brotes/plantones, **13**
  - *E. dives* (eucalipto mentolado), **120**, **130**, 242, **242**
  - *E. saligna*, **131**
- *Euclea divinorum* (arbusto), 202, **202**, 208
- *Euphydryas editha*, 255
  - *bayensis*, 264-265, **265**
- *Euphydryas* spp. (mariposas del género *Euphydryas*), 255
- *Euptoieta claudia* (mariposa de alas moteadas jaspeada), 430, **431**
- *Eurosta solidagin* (mosca de las agallas), **331**
- *Eutamias* spp. (ardilla listada)
- Eutrofia, 551, **552**
- Eutrofización, 485, 551, 609
  - cultural, 609
- Evaporación, 56, 102
- Evapotranspiración, 69, **448**
  - potencial (ETP), 589
  - real (ETR), 449, 588
- Evidencia, comprobación de hipótesis y, 14
- Evolución
  - adaptación y, 17-42
  - convergente/por convergencia, **518**, 519
  - frecuencias génicas y, 29-30
  - genética y, 6
  - vegetal, **586**
- Excreción, 511
- Experimento
  - de bolsas de hojarasca, 473, **473**, 475, **482**
  - de campo, 12-13
  - de CO$_2$ libre en el aire (FACE), **659**
  - de laboratorio, 12-13, 215
  - de Park Grass, 385, 388, 454, **454**
  - Internacional sobre la Tundra (ITEX), 669
- Explotación
  - como competencia interespecífica, 272
  - definición, 241
  - gestión de recursos y, 626
  - necesidades humanas y, 601
  - pesquerías, 617, 620-621
- Expresión intermedia, 27
- Exterioridades, 626
- Extinción
  - biogeografía insular y, 427
  - cambios en las tasas de, 266-267
  - colonización y, 257-259
  - comercial, 624-625
  - destrucción del hábitat y, 631-633
  - población, 229-230
  - probabilidad de, 267, 637
  - recolonización posterior, 257
  - regulación de temperatura y, 267
  - riesgo de, 257

  - susceptibilidad a la, 230-232, 634-635
  - masivas, 586-587, **587**, 630-631
  - pérmicas, 586-587, **587**
- Extirpación, 256

F

- Factores bióticos, 94
- *Fagus grandifolia* (haya americana) , **207**, 329, 395
- Faisán de Australia *(Leipoa ocellata)*, 533
- Falaropo, 175
- *Falco*
  - *peregrinus* (halcón peregrino), 644
  - *tinnunculus* (cernícalo vulgar), 304
- Falsa acacia *(Robinia pseudoacacia)*, 197
- Farben, I. G., 612
- Fazzaz, Fakhri, 278, 279
- Fecundidad
  - dependiente de la densidad, 243, **244**
  - edad y, 181-184
  - efecto Allee y, **230**
  - factores que influyen sobre la, 248
  - tablas, 225, **225**
  - tamaño y, 181-184
- *Felis*
  - *lynx* (lince), 322, **322**, 374, 540
  - spp., 291
- Fenoles, 319
- Fenotipo, 28
- Fermentación, 141, 336, 491
- Feromonas, 245, 313, **341**
  - de alarma, 313
- Fertilidad, densidad poblacional y, 243, **244**
- Fertilizantes
  - ciclo del nitrógeno y, 507
  - ecosistemas acuáticos y, 452
  - efectos de los, 385-388
  - naturales, 484
  - nitrogenados, **611**, 484-485
  - precipitación y uso de, **608**
  - recolección del grano y, **611**
- Fiebre
  - amarilla, 329, 679
  - del dengue, 329, 679
- *Field Guide to the Birds* (Peterson), **31**
- Fijación del nitrógeno, 336, **337**, 504-507
- Filopátria, **247**
- Filtradores, 574
- Fitoplancton, **551**
  - comunidades pelágicas, 561
  - contenido en lignina, 476
  - en lagos, 549
  - niveles de clorofila, **453**
  - producción del zooplancton y, 456, **457**
  - producción primaria neta del, **446**
  - suplementos nutricionales y,**452**
  - utilización del dióxido de carbono, 502-503
- Fitter, Alistair, 266
- Flamencos, **140**
- Flores perfectas, 174
- Flotabilidad, 73, 88, 163, **163**
  - en tiburones, adaptaciones, **163**
- Flujo de energía
  - a través
    - de la radiación, 50
    - de los niveles tróficos, 463-464, 465-466, **467**
  - circulación del carbono y, 500-502
  - condensación, 56
  - ecosistemas de aguas corrientes, 465
  - definición de, 554
  - eficiencia de consumo y, 464-465
  - en compartimentos tróficos, **464**
  - en la fotosíntesis, 109
  - evaporación, 56
  - patrones de, **466**
  - radiación y, 46-47
  - termodinámica y, 445
  - viento y olas, 81
- Focas, 163, 177
  - de Groenlandia *(Phoca groenlandica)*, 243, **244**
- Follaje,
  - altura del, 384-385, **385**
  - biomasa en, **455**
- *Fomes annosus*, 329
- Forma y función, 518
- Formación
  - arbustivas, **530**, 532-533, **533**
  - de claros, 384, 429, 432-433
  - definición de, 617
- Forster, Johann Reinhold, 427
- Fosfatos, 609
- 3-fosfoglicolato (3-PGA), 109
- Fósforo (P), **134**, 451, 618
- Fotografía de el amanecer de la Tierra, 2, **2**
- Fotoinhibición, 110
- Fotoperiodos, 408
- Fotoreceptores, 164
- Fotosíntesis
  - definición, 108
  - dióxido de carbono en la, 501
  - en plantas CAM, 109, **110**, **111**, 128, 129, **130**, 131, **132**
  - energia solar y, 444
  - formación de tejido vegetal y, 116-117
  - ganancia neta, 110
  - intercambio de gases y, 110-111
  - liberación de oxígeno y, 513-514
  - luz y, 110
  - medida de, **446**
  - neta, 110, **114**, **136**
  - proceso de la, 109-110
  - respuesta frente a la luz, **118**
  - rutas, 657
  - saturada por luz, **121**
  - temperatura y, 114-116, **115**, **131**
- *Fouquieria* spp. (ocotillo), 531
- Fowler, Norma, 372
- Fragmentación, **423**, 428
- *Francisella tularensis* (tularemia), 332
- Franja
  - infralitorales, 571
  - supralitoral, 570
- Franseria *(Franseria* spp.*)*, 530
- *Franseria* spp. (franseria), 530
- Fraticidio, 184, **185**
- Frecuencia, 10, 46, 432
- Frentes polares, 56
- Frío, extremos, 132, 159
- Frugívoros, 141, 343
- *Fucus vesticulosus*, 483
- Fuego / incendios
  - frecuencias en Norteamérica, **433**
  - germinación y, 533
  - niveles de dióxido de carbono y, 655
  - parcelas/fragmentos de bosque, **436**
  - Parque Nacional de Yellowstone, 434-435, **435**
  - perturbación por, 434-436
  - salidas de nutrientes, 500
- Fumarola submarina, **563**
- Fúndulos *(Fundulus heteroclitus; F. parvipinnis)*, 332, **333**, 575
- *Fundulus* spp. (fúndulo), 332, **333**, 575
- Fungicidas, 608
- Fynbos, 533

G

- Gacelas, 160, 161
- *Gadus morhua* (bacalao), 181
- Galápago de dorso diamantino *(Malaclemys terrapin)*, 575
- Gallo de las praderas *(Tympanuchus spp.)*, 426
- Gametos, 173
- Ganancia
  - de carbono, 130
  - neta de carbono, 116-117
- Garrachuelo *(Digitaria sanguinalis)*, 397
- Garrapata, 678
  - del conejo *(Haemaphysalis leporis palustris)*, 332
  - patinegra *(Ixodes scapularis)*, 329
- Garton, Edward O., 267
- Gas
  - de escape del automóvil, 507
  - invernadero, 654, 659-661
  - nervioso organofosforado, 612
- Gasterópodos, reproducción, 174
- *Gasterosteus* spp. (espinoso), 36
- Gatos, dientes caninos, **292**
- Gaviota
  - argéntea *(Larus argentatus)*, 187
  - de Bering *(Larus glaucescens)*, 310-311
- Gelisoles, **100**, **101**
- Generación F_1, 26
- Género, curvas de supervivencia y, **224**
- Genes, 26-28, **27**, **28**
- Genetes, 197
- Genética de poblaciones, 6
- Genotipos, 28
- *Geospiza* spp. (pinzones)
  - *C. fuliginosa,* 293, **296**
  - *G. fortis*, 18, **19**, 293, **296**

- *Geothlypis trichas* (chipe de cara negra), **187**
- Gerridae (zapateros), 73
- Gestión
  - de la madera
    - estructuras de edad en, 206
    - métodos de tala/explotación forestal, 613-615
    - rendimiento, 602-604
    - salida/pérdida de nutrientes, 500
    - tala
      - a matarrasa, 626-627
      - /explotación forestal, 396, 437
  - forestal, 612-617, **615**, **616**
- Gibones, 525
- Gimnospermas, 566. *Véase también* Bosques de coníferas, 586
- Ginseng americano *(Panax quinquefolius)*, 230
- Glaciares, 408, **409**, **411**, 547
- Glándula
  - nasales secretoras de sal, 162-163
  - pineal, 164
  - salivares, 141
  - sudoríparas, 157
- *Glaucidium passerinum* (Mochuelo alpino), 313
- *Glaucomys rolans* (ardilla voladora), 164, **164**, **518**
- Gleason, H. S., 367, **367**, 412, 413
- Gleyzación, 102
- Gliceraldehido 3-fosfato (G3P), 109
- Glicerol, 160
- Godfray, H.C. J., 376
- Gorilas, 525
  - de montaña, 525
- Gorrión
  - cantor *(Melospiza melodia)*, **225**
  - chapulín *(Ammodramus savannarum)*, **247**, 426
  - de corona blanca *(Zonotrichia leucophrys)*, 247
  - playero *(Ammospiza maritima)*, 575
  - playero de cola afilada *(Ammospiza caudacuta)*, 575
- Gotas de las hayas *(Epifagus virginiana)*, 329
- Gower, Stith, 455
- Grace, J. B., 287
- Gradiente
  - adiabático, 51, 54
  - ambientales
    - interacciones entre especies a lo largo de, 380-383
    - nicho fundamental y, **371**
    - respuestas a, **40**
  - de altitud
    - coocurrencia de plantas, **412**
    - densidad del aire y, **54**
    - presión del aire y, **54**
    - reducción de la temperatura con, 51-52, 53, 54
    - riqueza de especies y, 589-590
    - zonación vegetal, **382**
  - de humedad, **283**
    - del suelo, 380-381, **381**
  - topográficos, **361**
- Grados
  - de libertad, 25
  - -día de crecimiento (GDDs), 127
- Gráficos
  - de dispersión, **10**, 10-11, **11**
  - elaboración de, 10-11
- Grafiosis de los olmos, 329
- Gramíneas
  - distribución de carbono, 521-522
  - interacciones competitivas, 278-279, **279**
  - meristemas, 319
  - producción estacional, 454
  - ruta fotosintética C4, **130**, 280
- Gran
  - desierto de Victoria, Australia, **531**
  - zostera *(Zoostera marina)*, 559
- Grandes
  - Lagos Americanos, 623, 625, 634
  - tempestades, 673
- Granívoros, 141
- Granjas. *Véase* Agricultura
- Grano, cosechado, 611
- Grant,
  - Peter, 18
  - Rosemary, 18
- Grasa parda, 157
- Gravedad, constricciones impuestas por, 88
- Great Basin, Norteamérica, 530
- Gremios, descripción, 358
- Grévol engolado *(Bonasa umbellus)*, 419
- Grillo bicolor de matorral *(Metrioptera bicolor)*, 259, **260**, **261**, **264**
- Grime, J. Phillip, **189**, 190, 266
- Gripe, 334
  - española, 334
- Groves, R. H., 282, 381
- Grulla trompetera *(Grus americana)*, 217, 644
- *Grus americana* (grulla trompetera), 217, 644
- Guanaco *(Lama guanaco)*, 537
- Gurevitch, Jessica, 289
- Gusano
  - otoñal del cancro *(Alsophila pometaria)*, 318
  - poliquetos, 573
  - tubícolas, **563**
- *Gymnogyps califomianus* (cóndor de California), 644
- *Gymnorhina tibicen* (urraca australiana), 247

H

- Haber, Fritz, 484
- Habitabilidad, concepto de, 44
- Hábitats
  - conservación, 644
  - corredores, 428
  - destrucción, 260, **631-633**
  - esfuerzos de restauración, 649-650
  - fluviales, 377
  - fragmentación, **423**
  - fuente, 264, 265
  - heterogeneidad, 262-264, **264**
  - impacto humano sobre, 262
  - muestras de diversidad y, 354
  - parcelas/fragmentos, 257-262, **264**, 264-265
  - selección, 186-187
  - sumidero, 265, 656
  - zonas de transición, 418-421
- Hacker, Sally D., 396-387
- Hackney, Erine, 230
- Haddad, Nick M., 430-431
- Hadley, George, 56
- Haeckel, Ernst, 3
- *Haemaphysalis leporis-palustris* (garrapata del conejo), 332
- Hairston, Nelson, 380
- Halcón
  - peregrino *(Falco peregrinus)*, 644
  - partes bucales, **140**
- *Halmeda* spp., 398
- *Halodule wrightii* (hierba de bajos), 398, **399**
- *Haloidule beaudettei* (pasto marino), **197**
- Hanski, Ilkka, 257, 267, 432
- Haploide, definición, 173
- Harenes, 177
- Harrison, Susan, 264
- Haya
  - americana *(Fagus grandifolia)*, **207**
  - común, **665**
  - *(Fagus grandifolia)*, 329, 395
- Helechos (pteridófitos), 586
- *Helmintheros vermivorus* (chipe gusanero), 424, **425**
- Hembras, selección de pareja, 176-177
- Hemicelulosa, 474, 476
- Heno de las marismas *(Spartina patens)*, 382-383, **574**
- Herbicidas, 294-295, 608
- Herbivorismo
  - como depredación, 318-319
  - descripción, 141-142, 300
  - en ecosistemas acuáticos, 464
- Herbívoros
  - cadenas tróficas, 462
  - consumo de NNP, **465**
  - crecimiento del arrecife de coral y, 338-339
  - definición, 141
  - dieta, 5
  - humedal, 582
  - invertebrados, **463**
  - modificación del hábitat por, 356
  - partes bucales, **140**
  - producción secundaria, **457**
  - tracto digestivo, 141, **142**
- Herencia, 26-28
- Hermafroditas, 174, **174**
  - secuenciales, 174
  - simultáneos, 174

- *Hesperia comma* (mariposa saltadora rayada común), 261, 265-266, **266**
- Hesse, R., 6
- Heterocigotos, 27
- Heteromyidae, 530
- *Heteropogen contortus*, 279, **279**
- Heterotermo, 149, 158-159
  - temporales, 158
- Heterótrofos, 107, 405-407, 472
- *Heterozius rohendifrons* (cangrejo de grandes pinzas), 183, **184**
- Hibernación, 157, 159
- *Hibiscus palustris* (acebo marítimo), 575
- Híbridos, 31, 34
- Hidras, 173
- Hidrógeno (H), 79-81, **134**, 484
- Hidroperiodo, 580
- Hidroxilo, 80
- Hielo, estructura, **72**
- Hiena *(Crocuta crocuta)*, 537
- Hierba cana *(Baccharis halimifolia)*, 575
- Hierro (Fe), **134**
- Hiesey, W. M., 35
- Hifas, **337**
- Hipervolúmenes, 291
- Hipolimnion, 74, **74**, 360, **488**
- Hipopótamo *(Hippopotamus amphibius)*, 500
- Hipotálamo, **148**
- Hipótesis
  - de la Reina Roja, 313
  - de las perturbaciones intermedias, 405
  - definición, 9
  - del monoclímax, 398
- *Hippodamia convergens* (mariquita), 387
- Histaminas, 330
- Histogramas, **10**, 10-11, **21**, **23**
- Histosoles, **100**, **101**
- *HMS Beagle*, 18
- Hojas
  - área, 449
  - contenido
    - en lignina, **473**, 479
    - en nitrógeno, **135**, **472**, 479
  - costos de producción, 523
  - descomposición, **483**
  - formas, **29**, **115**, **120**
  - hojarasca, 473-474
  - intercambio térmico, 115-116
  - longevidad de, **136**
  - orientación, **91**
  - pérdidas de agua a través de las, 111
  - perenne, 522
  - pigmentos, 471
  - por unidad de superficie de suelo, 89-90
- Holdridge, L. R., 670
- Holling, C. S., 303, 305
- Holoparásitos, 329
- Homeostasis, 147-148,**148**
- Homeotermos, 149, 155-157, **156**, 159
- Homocigotos, definición, 27
- Hongos, 329, 337, 472
- Horizontes del suelo, 96-97
- Hormigas, cuidado parental, 181
- Hospedador
  - definitivo, 330
  - intermediario, 330
  - invasión de parásitos, 330-332
- Huevos, producción de, 173
- Hulett, H. R., 239
- Humagón *(Erigeron canadensis)*, 243, **243**
- Humanos. *Véase también* Actividad humana
  - capacidad de carga, 239
  - ciclo diurno y, 165
  - impacto de, 262
  - pirámides de edad, **207**
  - termorregulación, 147, 149
- Humedad, 126, 521
  - relativa, 57, **57**
- Humedales
  - de agua dulce, 576-580
  - declive de, 578-579
  - flujo de agua, **577**
  - gradiente de humedad, **577**
  - herbívoros, 582
  - hidrología, 580-582
  - protección del agua, 611
  - restauración de, 650
  - riqueza de especies, 582
  - zonas de transición, 569
- Huracán, 434
  - Hugo, 434
- Huston, Michael, 385, 405
- Hutchinson, G. E., 291
- *Hyla*
  - *crucifer* (reineta crucífera), 160
  - *versicolor* (rana arborícola gris), renacuajos, 316-317
- *Hylurgopinus rufipes* (escarabajos de la corteza del olmo), 329

I

- Icteridae, tamaño de la puesta, **185**
- Iguanas marinas *(Amblyrhynchus cristatus)*, 150-151
- *Ilex* spp. (acebo), 174
- Imagen de búsqueda, 305
- Imhoff, Mark, 458
- Inceptisoles, **100**, **101**, 536
- Incertidumbre, ciencia y, 13-14
- Independencia de la densidad, 240, 250-252
- Índice
  - de diversidad de Simpson, 351
  - de la Oscilación del Sur (IOS), **248**, 249, **249**
  - de Lincoln, 203
  - de superficie foliar (ISF), 89-90, **90**, 92-93, 129-130
  - de tamaño poblacional de Peterson, 203
  - normalizado de vegetación (NDVI), 447, 458-459
- Individuos, 196-198, **201**
  - alfa, 246
  - beta, 246
  - gamma, 246
  - omega, 246
- Infauna, en playas, 572
- Infecciones, 328, 675-679
- Infiltración, 68
- Inflamación, 330
- Ingesta de alimento, **150**, 162
- Ingestión, 463
- Inmigración, 208, **402**, **427**
- Inmovilización, 480, **483**
- Insectos
  - chupadores, 141
    - de savia, 319
  - como vectores de enfermedades, 329
  - cuidado parental, 181
  - hoja (Pseudophyllinae), 314
  - lucha contra los, 612-613
  - palo (Phasmatidae), 314
  - respiración, 145
  - sistemas respiratorios, **146**
  - termorregulación, 156-157
  - toma/absorción de oxígeno, 145
  - transmisión de virus por, 678-679
  - vuelo, 158
- Instituto Goddard de Estudios Espaciales GCM, **674**, **675**
- Intensidad de las perturbaciones, 432
- Interacciones
  - depredador-presa, **302**
  - entre especies, 374-377
  - químicas, 272
- Intercambio
  - de calor a contracorriente, 160
  - de gases, 88, 110-111, **146**
  - iónico, 98-99
- Interceptación, 68
- Interferencia, 241, 272
- Intervalos
  - de confianza, 24-25
  - de cosecha, 602
- Intestino de los carnívoros, 143
- Inundación, calentamiento global y, 673
- Inventario
  - de la Biodiversidad de Todos los Taxa (ATBI, All Taxa Biodiversity Inventory), 354
  - de todas las especies, **355**
- Inversión parental, 181
- Invertebrados. *Búsquense también por su nombre específico*
  - cuidado parental, 181
  - fosilizados, 585
- Investigación Ecológica a Largo Plazo (IELP) estaciones de, **12**
- Iodo (I), **134**
- Iones
  - amonio, 506
  - definición, 76, 98
- *Iris*
  - *setosa*, 34
  - *versicolor* (lirio azul), 34
  - *virginica*, 34
- Irons, David, 310

- Irrigación, 70, 102, 602
- Isla
  - Aleutianas, Alaska, **398**
  - Blackhawk, Wisconsin, 450, 487
  - de Barro Colorado, Panamá, 122, **126**
  - galápagos, 18, 44-45, 150-151
  - Hawai, 60
  - metapoblaciones, 264-265
- Isoclinas, 275, 277
  - cero, **342**
  - de crecimiento cero, 275, 277
- Isoprenoides, 319
- Isotermas
  - de Enero, **53**
  - de Julio, **53**
  - estacionales, **53**
- *Isurus tigris* (marrajo), 161
- *Iva frutescens* (saúco de marjal), 386-387, **387**, **574**, 575
- Iverson, Louis, 663, 665
- *Ixodes*
  - *scapularis* (garrapata patinegra), 329
  - *trianguliceps*, **335**

J

- Jacanas, 175
- James, Frances, 186
- Jarilla *(Larrea)*, 129, **132**, 530
- Jedrzejewski, Wlodzimirez, 307
- Jenny, Hans, 93
- Jilguero canario *(Carduelis tristis)*, 20
- Jones, T. M., 261
- *Journal of*
  - *Applied Ecology*, 8
  - *Ecology*, 8
- Junco negro *(Juncus gerardi; J. roemerianus)*, 382-383, 386-387, **574**, 575
- *Juncus*
  - *gerardi* (junco negro), 382-383, 386-387, **574**, 575
  - *roemerianus* (junco negro), 575
- *Junonia coenia* (mariposa posteroculada común), 430, **431**

K

- Keck, D. D., 35
- Keeling, Charles, 654
- Kembra, Indonesia, 618
- Kindvall, Oskar, 259
- Kitajima, Kaoru, 122-123
- Kodric-Brown, Astrid, 264
- Krall, Bryan, 313
- Krebs,
  - Charles J., 372
  - John, 247
- Krill, **561**
- Kudzú *(Pueraria montana)*, 211

L

- "La Gripe", 334
- La Niña, 18-19, 62, **64**, 249
- Laboratorio
  - de Dinámica Geofísica de Fluidos (GFDL), **661**, 665, **668**
  - del Instituto de Ciencias Oceanográficas de Deacon, 594
- *Lacerta vivipara* (lagartija), 180
- Lack, David, 185
- Lactancia, 175
- *Lactuca canadensis* (lechuga canadiense), 397
- Lafferty, Kevin, 332
- *Lafoensia punicifolia*, **123**
- Lagarto
  - occidental *(Scleroporus occidentalis)*, 332
  - temperaturas corporales, 155
- Lago
  - Creación de
    - origen de, 547-548
  - distróficos, 552
  - Kettle, 547
  - Gatun, Panamá, 270, 634, **634**
  - Lawrence, Michigan, 408
  - Mirror, New Hampshire, **80**
  - Pymatuning, 578
  - Vombsjön, Suecia, **260**
- Lagomorfos, 141
- Lagópodo
  - *(Lagopus* spp.), 156
  - escocés *(Lagopus lagopus)*, 247
- *Lagopus*
  - *lagopus* (lagópodo escocés), 247
  - *spp.* (lagópodo), 156
- *Lama guanaco* (guanaco), 537
- Lamarck, Jean-Baptiste, 23
- *Laminaria groenlandica*, 398
- *Lampropeltis* spp.
  - *L. pyromelana* (serpiente rey de montaña), 314
  - *L. triangulum* (serpiente falsa coral), 314
- Langosta, 181
- Langures, 525
- *Larix laricina*, **121**
- *Larrea spp.* (jarillas), 129, **132**, 530
- *Larus*
  - *argentatus* (gaviota argéntea), 187
  - *glaucescens* (gaviota de Bering), 310-311
- Larva de la moscarda de la carne *(Cochliomyia hominovirax)*, 231
- *Las Leyes de la Vida Orgánica (Zoonomia)* (Erasmus Darwin), 22
- Latitud o
  - isotermas y, **53**
  - precipitación y, 58, **59**, 520-521
- Lavandera blanca *(Montacilla alba)*, 308, **309**
- Lawrence, Deborah, 618-619
- Lechos de ostras, 559
- Lechuga canadiense *(Lactuca canadensis)*, 397
- Legislación, 636
- Legumbres, *Rhizobium* y, 336
- *Leipoa ocellata* (faisán de Australia), 533
- Leks, definición, 177
- Leones *(Panthera leo)*, 537
- Leopardos *(Panthera pardus)*, 537
- *Lepomis macrochirus* (morraja de agallas azules), 242
- *Lepus*
  - *americanus* (liebre americana), 322, **322**, 372, **374**, 539
  - *spp.* (liebres), 533
- Letargo, 454
  - invernal, 159
- Levins. Richard, 255, 257, 258, 429
- Ley
  - de Beer, 89, 92-93
  - de Fick, 78
- Liberación competitiva, 289
- Liebres
  - *(Lepus* spp.*)*, 533
  - americana *(Lepus americanus)*, 322, **322**, 372, **374**, 539
- Ligninas, 320, **473**, **477**, 479
- Likens, Gene, 438
- *Limonium carolinianum* (espliego de mar), 574
- Lince
  - *(Felis lynx)*, 322, **322**, 374, 540
  - ibérico *(Lynx pardinus)*, 262, **263**, 643
- Lindeman, Raymond A., 6
- Línea
  - de costa, 570-572, **570**
    - rocosa, 570-572, **570**
- Linfocitos, 330
- Linneo (Carl von Linné), 30
- *Lipidium sativum* (mastuerzo), 385
- Líquenes, 336, 506
- *Liquidambar styraciflua* (árbol del ámbar), 361
- Lirio azul *(Iris versicolor)*, 34
- *Liriodendron tulipifera* (tulipero de Virginia), **91**, **209**
- Lirios, reproducción, 174
- Lista Roja de Especies Amenazadas, 637
- *Littoraria irrorata* (caracol de los pantanos), **460**, 460-461
- Lixiviación, 94, 99, 481, 500
- Llamadas de alarma, 314
- Llanos, 527
- Lluvia. *Véase* Precipitación
- Lobos *(Canis lupus)*, 246, 377, 636
- Lóbulos ópticos, 164
- Loci, descripción, 27
- Lombrices, 209, 473
  - de mar
    - *(Arenicola cristata)*, 362, 573
    - (Nematoda), 335
- *Lonchocarpus latifolius*, **123**
- Longitudes de onda, 46-47, **48**
- Lorenz, Konrad, 7
- Los Países Bajos, 672
- Lotka, Alfred, 273
- *Loxodonta africana* (elefante africano), 144-145, 436

- Lubina rayada *(Morone saxatilis)*, 559
- *Luehea seemannii*, **123**
- Luna, mareas y, 82-83, **83**
- Luz
  - actividad fotosintética y, 110, **118**, **119**
  - adaptación de los vegetales a la, 118-121, 124-126
  - atenuación de, 92-93
  - bóveda vegetal y, **89**
  - competencia por, 388
  - distribución vertical de, 89-90
  - en ambientes acuáticos, 73-74
  - intensidad, 408
  - producción de los oceanos y, 565-566
  - producción primaria neta y, **451**
  - reacciones en la fotosíntesis, 109
  - sucesión secundaria y, 401
  - visible, 47, **49**
- *Lymantria dispar* (mariposa lagarta), 210, 211, **212**, 221, 437
- *Lynx pardinus* (lince ibérico), 262, **263**, 643
- *Lythrum salicaria* (salicaria), **634**

M

- Macacos, 525
- *Macaranga* spp., 119, **119**
- MacArthur, Robert, 187, 384, 427
- Machos, exhibiciones de color, 176-177
- Macroalga, 398
- *Macrocystis pyrifera* (sargazo gigante), 88
- Macronutrientes, 133, **134**
- Macroparásitos, 328
- *Macropus*
  - *giganteus* (canguro gris), 537
  - *rufus* (canguro rojo), 537
- Madroño *(Arbutus unedo)*, 533
- Madurez sexual, **244**
- *Magicicada* spp. (cigarras), 315, **315**
- Magnesio (Mg), **134**, 145, 163, 509
- Maíz, 674
  - *(Zea mays)*, 188
- *Malaclemys terrapin* (galápago de dorso diamantino), 575
- *Malacoctenus* (blenios), 167
- Malaria, 329, 333, 612, 679
  - aviar, 333
- Mallees, 533
- *Mallophora bomboides* (moscas asesinas), 318
- Malthus, Thomas, 6
- Mamíferos, 670. *Búsquense también por su nombre específico*, 145, **206**, **670**
  - marinos. *Véase también* Delfines; Ballenas, 147
- Manadas, comportamientos sociales, 246
- Manganeso (Mn), **134**
- Manglares, 575-576
- Mar
  - de Aral, Asia central, 602, **603**
  - del Caribe, 633-634
  - Mediterráneo, 633
- Mareas, 82-83, **83**, **166**
  - muertas, 83
  - vivas, 83
- Margulis, Lynn, 327
- Mariposa
  - blanca de la col *(Pieris protodice)*, 265
  - de alas moteadas jaspeada *(Euptoieta claudia)*, 430, **431**
  - del genero *Euphydryas*, 255
  - desplazamientos, 430-431
  - *Euphydryas editha*, 255, **264**, 264-265
  - lagarta *(Lymantria dispar)*, 210, 211, **212**, **221**, 437
  - lagarta *(Porthetria dispar)*, 318
  - monarca *(Danaus plexippus)*, 320
  - posteroculada común (*Junonia coenia)*, 430, **431**
  - saltadora rayada común *(Hesperia comma)*, 261, 265-266, **266**
- Mariquitas
  - (Coccinellidae), 376
  - *(Hippodamia convergens; Adalia bipunctata)*, 387
- Marismas / marjales, 574
  - cascadas tróficas, **461**
  - circulación de nutrientes, 489-490
  - comunidades, 383
  - zonación, **362**
- Marjales/marismas, 504, 579, 582
- Marmota
  - del Canadá *(Marmota monax)*, 157, 159, 245
  - *monax* (marmota del Canadá), 157, 159, 245
- Marrajo *(Isurus tigris)*, 161
- Marsopa *(Phocaena* spp.*)*, 160
- Marta americana *(Martes americana)*, 540
- *Martes americana* (marta americana), 540
- Maser, Chris, 345
- Massey, Adrianne, 245
- Mastuerzo *(Lepidium sativum)*, 385
- Materia
  - muerta, liberación de azufre, 511
  - orgánica
    - disuelta (MOD), 483
    - particulada (MOP), 482-483, 555-556
      - fina (MOPF), 555-557
- Materiales paternos, 94
- Matorrales de salobral, **530**
- Matrices, parcelas/fragmentos dentro de, 417
- Maui, Islas Hawai, **61**, 478-479
- Maullador gris *(Dumetella carolinensis)*, 424, **425**
- Mauna Loa, Hawai, 654
- Mayr, Ernst, 30
- McGraw, James, 230
- McKibben, Bill, 8
- McMurtrie, Ross, 455
- McNaughton, Sam, 456
- Mecanismos
  - de aislamiento, 30
  - precopulatorios, 30
- Media
  - aritmética (m), 20
  - fiabilidad de, 25
  - ponderadas, 205
- Mediana, definición, 20
- *Medicago sativa* (alfalfa), 323
- *Megaptera novaeangliae* (ballena jorobada), 209
- Meiofauna, en playas, 572
- *Melaleuca quinquenervia* (niaulí), 634
- *Melampus* (caracol pulmonado), 575
- *Melanerpes formicivorus* (carpintero bellotero), 279
- *Melaniris* spp*.*, 270
- Melatonina, 164, 166
- *Melospiza melodia* (gorrión cantor), **225**
- Mendel, Gregorio, 6, 24-26, **28**
- *Menidia menidia* (aterínidos), 575
- *Mercenaria mercenaria* (almeja), 362
- Mesetas homeostáticas, 147
- Mesopausa, 52
- Mesosfera, 52
- Metabolismo ácido de las crasuláceas (ruta CAM), 129, **130**
- Metalimnion, 360
- Metano, 660
- Metapoblaciones, 255-269
  - concepto de, **256**
  - condiciones, 257
  - definición, 199, 255
  - dinamicas, 257-259
    - del paisaje y, 429, 432
  - distribuciones, 208
  - estructuras continente-isla, 264-265
  - persistencia de, 642
- Meteorización, 94, 496
  - química, 94
- Método
  - científico, 9, 12-13, **14**
  - de la botella clara/oscura, 446, **446**
- *Metrioptera bicolor* (grillo bicolor de matorral), 259, **260**, **261**, **264**
- *Metrosideros polymorpha*, 478-479
- Mezquite *(Prosipis/Prosopis* spp.*)*, 436, 531
- Micelio, 337
- Microclimas
  - de la materia particulada, 65
  - definición, 63
  - organismos en, 62-64
  - regulación de la temperatura corporal y, **155**
  - urbano, 65
  - volcán Haleakala, 478
- Microhábitats, variación en, **422**
- *Microlophium carnosum* (pulgones de las ortigas), 376
- Micronutrientes, 133, **134**
- Microparásitos, 328

Micropterus salmoides (perca americana), 379
Microtus spp. (topillos), 175, 209, 304, **344**, 345
Micruroides euryxanthus (serpiente coral del oeste), 314
Micrurus fulvius (serpiente coral oriental), 314
Migraciones
  ballena gris, 210
  definición, 30
  pájaros cantores, 248-249
  pato cabezón, **210**
  rutas, **210**
  tipos de hábitat y, 635
Milenrama *(Achillea millefolium)*, 35
Milpiés, 181, 473
Mimetismo
  batesiano, 314
  coloración, 314
  mulleriano, 314
Minerales, *Búsquense también por su nombre específico*, 76, 144-145
Mineralización, 480-482, **486**
Mirlo primavera *(Turdus migratorius)*, 181, 424
Mirmecócoras, 343
Mirto de Pensilvania *(Myrica pensylvanica)*, **574**, 575
Mithrax forceps (cangrejo), 338, **339**
Mobius, Karl, 6
Mochuelo alpino *(Glaucidium passerinum)*, 313
Moda, definición, 20
Modelo
  biogeográfico de Holdridge, **671**
  de circulación global (MCGs), **660**, **664**
  de facilitación, 400
  de inhibición, 400
  de la redundancia, 378
  de los remaches, 378
  de Lotka-Volterra, 273, **274**, 275, 284-285, **302**
  de regresión lineal, **13**
  de tolerancia, 400
  logístico de crecimiento poblacional, 237, **237,** 238**, 238**
  nulos, 371
  uso de, 13
Molibdeno (Mo), **134**
Molleja, 142
Mollisoles, **100**, **101**, 538
Moluscos
  arrecifes de coral y, 564
  en la descomposición, 473
  playa, 573
Monocultivo, 605
Monogamia, 175, 177
Monóxido de cloro, 514
Montañas
  Siskiyou, EEUU, 381
  patrones de precipitación, *Véase también* Gradientes de elevación, 60
Monte
  de Sierra Nevada, 529
  Kilimanjaro, 51
  Wrangell, Alaska, 194
Mook, L. J., 307
Moquillo canino, 334
Morenas
Morone saxatilis (lubina rayada), 559
Morraja de agallas azules *(Lepomis macrochirus)*, 242
Morrenas, 547
Morris, Kimo, 332
Mosaico
  cambiante, 438
  de Khirbat, **417**
Mosca
  de la fruta *(Ceratitis capitata)*, 231
  asesina *(Mallophora bomboides)*, 318
Mosquero
  gris *(Empidonax wrightii)*, 279
  oscuro *(Empidonax oberholseri)*, 279
Mosquitos, **140**, 329, 678
Mostaza blanca *(Sinapsis alba)*, 385
Motacilla alba (lavandera blanca), 308, **309**
Muérdago *(Phoradendron* spp.*)*, 329
Muestras, definición, 204
Muestreo
  aleatorio, 204
    estratificado, 204
    simple, 204
  determinación de la densidad, 202-204
  medidas de diversidad, 354
  métodos, 203, **203**
  sistemático, 205
Müller,
  Christine, 376
  Paul, 612
Mulos
Murciélagos, 159, **206**
  crepuscular *(Nycticeius numeralis)*, 355
Murty, Danuse, 455
Mus musculus (ratón doméstico), 245
Musgos, **5**
Mustela
  nivalis (comadreja), 175, 307, **308**
  vison (visón), 582
Mutaciones, 23, 28, 32
  cromosómicas, 34
  puntuales, 28
Mutualismo, 327-347, 377
  asimbiótico, 335
  de limpieza, 341
  indirecto, 377
  simbiótico, 335, 336-337, 340
Myers, Norman, 640
Myrica
  cerifera, **574**
  faya (faya), 442
  pensylvanica (mirto de Pensilvania), **574**, 575
Myroxylon balsamum, 121, **126**

N

Nabis spp. (chinche damisela), 323
Nanoflagelados, 561
Nanoplancton, 561
«Nave espacial Tierra», 2
Nectívoros, 141, 341
Necton, 548, 549, 562
Nelson, Eric, 323
Nemátodos
  (Ascaris), 329
  playa, 573
Nenúfares *(Nuphar sp.)*, 549
Neozeleboria cryptoides (avispa), **341**
Nereocystis luekeana (sargazo), 397
Newbold, J. D., 490
Newell, Steven, 460
Niaulí *(Melaleuca quinquenervia)*, 634
Niche gestalt, 186
Nicho
  dimensiones, 291
  efectivo, 287, **289**
  especies, 287-289
  fundamental, 287, **289**, 370-372
  gradientes ambientales y, 291
  solapamiento, 288
Nicotinamida adenina dinucleotido fosfato (NADP), 109
Nidos de grava (*reeds*), descripción, 194
Niebla tóxica, **65**
Nigeria, 672
Nitratos, 484, 504-506
  concentración en el agua de, **616**
  contaminación por, 485
  en fertilizantes, 609
  en pozos de agua, 609
  riesgo de contaminación, **610**
Nitrógeno (N)
  absorción, 336
  aclarado forestal y, **606**
  de las proteínas, 143
  deposición, 676-677
  desnitrificación, 506
  disponibilidad de nutrientes y, 133
  en las hojas, **472**
  fertilizantes, 484-485
  función, **134**
  lavado/lixiviación y, 481
  longevidad de las hojas y, **136**
  mineralización, **486**, **509**
  PPNA y, **451**
  producción primaria neta y, **509**
  saturación, 508-509
Nivel
  del mar, 672-673, **672**
  tróficos, 357, 463, 464, 465-466
Nogal americano *(Carya* spp.*)*, 361, **398**
Noss, Reed, 641
Nostoc, 506
Nucifraga columbiana (cascanueces americano), 342

- Nueva Gales del Sur, Australia, **519**
- *Nuphar* sp. (nenúfares), 549
- Nutria marina *(Enhydra lutris)*, 356
- Nutrientes
  - bombeo, 619
  - crecimiento y, **13**
  - disponibilidad, 133-136
  - esenciales, 471-472
  - espiralización, 489, 490
  - gradientes, 283, **284**
  - mineralización de los, 480-482
  - pérdida de, 616
  - producción
    - de los océanos y, 565-566
    - primaria neta y, **451**
    - y, 449-450
  - reciclado, 6
  - suplementos, **452**
  - trampas, 558, **565**
- *Nyctea scandiaca* (buho nival), 542
- *Nycticeius numeralis* (murciélago crepuscular), 355

Ñ

- Ñu *(Connochaetes taurinus)*, 333

O

- OAA (oxalacetato), 128
- Observaciones
  - cualitativas, 9
  - cuantitativas, 9
  - incertidumbre, 13-14
  - tamaño muestral y, 25
- Océanos
  - absorción del dióxido de carbono, 656
  - circulación global, **658**
  - corrientes, 56, 62, 492, 657
  - estratificación, 560
  - interacciones atmosféricas con los, 62
  - materia orgánica muerta en los, 504
  - minerales en los, 76
  - movimiento del agua, 82
  - patrones de flujo de energía, **466**
  - perfiles termales, **565**
  - producción de los, 565-566
    - primaria neta, **453**
  - profundidad de compensación, 451
  - zonación, 560, **560**
- *Ochroma pyramidael*, **123**
- Ocotillo *(Fouquieria* spp.*)*, 531
- *Oculina arbuscula* (coral), 338, 339, 356
- *Ocypode quadrata* (cangrejo fantasma), 362, 572
- *Odocoileus*
  - *hemionus* (ciervo mulo), 533
  - *virginianus* (ciervo de Virginia), 34, 145, **166**, **251**, 436, **437**
- Oficina
  - de Censos, EEUU, 600
  - de Gestión del Territorio, EEUU, 645, **647**
  - Meteorológica del Reino Unido (OMRU), **664**, 671
- Ojos, adaptaciones, 74
- Olas, 81, 572
- Oligotrofia, 552, **552**
- Ollas o cubetas, 547
- Olmo montano *(Ulmus glabra)*, 333
- Omaso, 141
- Omnivorismo, 143, **144**
- Omnívoros, 141
- *Oncopeltus* spp. (escarabajos del algodoncillo), 185
- *Oncorhynchus* spp. (salmón), 194-195, 209
- *Ondatra zibethicus* (ratas almizcleras), 582
- *Ondatra zibetnica* (ratas almizcleras), 175
- Operación Rhino, 643
- *Ophiostoma ulmi*, 329, 333
- Orangutanes, 525
- *Orchestia* spp. (pulgas de playa), 362
- *Oreamnos americanus* (cabras de las nieves), 145
- Organismos
  - altriciales, 181
  - de días
    - cortos, 165
    - largos, 165
  - hiperosmóticos, 162-163
  - indiferentes a la duración del día, 165
  - modulares, 196-198
  - precoces, 181
  - unitarios, 196-198
- Orobanchaceae (familia de los orobanques), 329
- Orobanque
  - *(Conopholis chaceae)*, 329
  - familia de los (Orobanchaceae), 329
- Ortigas *(Urtica* spp.*)*, 376
- Oruga, 157
  - de los brotes de las piceas
    - *(Choristoneura fumiferana)*, 251, **307**, 540
- *Oryctolagus cuniculus* (conejos), 245, 266
- Oryx
  - *besia* (oryx), 161
  - *(Oryx besia)*, 160, 161
- *Osmerus mordax* (eperlano arco iris), 624
- Ósmosis, 78-79
- Oso
  - negro *(Ursus americanus)*, 143, 159
  - pardos *(Ursus arctos). Véase también* Osos pardos de Alaska *(Ursus arctos)*, 159, 377
  - pardos de Alaska *(Ursus arctos) Véase también* Osos Grizzly (*Ursus arctos*), 194
  - letargo invernal, 159
- Ostras, 570
- *Ostrinia nubilalis* (Piral del maíz), 312
- *Ovibos moschatus* (buey almizclero), 542
- *Ovis canadensis* (cimarrón), 145, 335, 642, 643
- Owensby, C. E., 659
- Oxalacetato (OAA), 128
- Óxido
  - de hierro, 99
  - nitroso, 507, 660
- Oxígeno (O)
  - aguas superficiales, 487-489
  - ciclo global, **513**
  - difusión en el agua, 76-78
  - en la fotosíntesis, 109
  - estratificación en el agua, 76-78
  - funciones del, **134**
  - profundidad oceánica y, **80**
  - reactividad, 514
  - requerimientos animales de, 145-147
  - solubilidad del, 77
- Oxisoles, **100**, **101**, 525, 527
- *Oxydendrum*, **372**
- *Oxyura* spp. (patos), **185**
- Ozono, 507, 514, 660
- *Ozotoceras bezoarticus* (ciervo de la pampa), 537

P

- *P. angustifolia* (álamo de hoja estrecha), 187
- *P. cinereus* (salamandra de dorso encarnado), 189
- *P. jordani*
  - (salamandra), 35, **39**, 268
  - *clemsonae* (salamandra de Clemson), **39**
  - *jordani* (salamandra de mejillas rojas), **39**
  - *melaventris* (salamandra de las tierras altas), **39**
  - *metcalfi* (salamandra de Metcalf), **39**
  - *rabunensis* (Salamandra de Rabun bald), **39**
  - *shermani* (salamandra de patas rojas), **39**
  - *teyhalee* (salamandra de Teyahalee), **39**
- *P. tremuloides* (temblón americano), **121**, 197, **197**
- Pace, Michael, 464
- Paicos, Peter, 330
- Paine, Robert, 375
- Paisaje de Virginia, **417**
- Pájaros cantores, migración, 248-249
- Pajón *(Andropogon virginicus)*, 397
- Paleoecología, 409
- Palmer, J. D., 167
- Palo verde *(Cercidium* spp.*)*, 531
- Pampas, 537
- *Panax quinquefolius* (ginseng americano), 230
- Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC), 660, 666
- Pantanos, 504, 579
  - de cipreses, **580**

Panthera leo (leones), 537
Panthera pardus (leopardos), 537
Papamoscas fibí, 664, **669**
Papel, **601**, 615
Paquin, V., 588
Paramecium spp., 275
  P. aurelia, 275, **276**
  P. bursaria, 275
  P. caudatum, 275, **276**
Parasitismo
  descripción, 300
  mutualismo y, 327-347
  positivo, 335-336
Parasitoidismo, 300
Parásitos
  captación de recursos, 328
  estadíos, 330
  fúngicos, 329
  hábitats, 328
  hospedadores, 330
  respuesta del hospedador frente a los, 330-332
  supervivencia del hospedador y, 332
  transmisión de, 328-329
  vectores, 329
Parcelas/fragmentos
  bordes y, **419**
  corredores entre, 429
  definición, 417
  distancias entre parcelas, 431
  experimentos, 430-431
  forma, 422-426
  mosaico, **438**
  tamaños, 422-426, **424**
  teoría de biogeografía insular y, 426-428
Pared celular, composición, 474, 476
Parelaphostrongylus tenuis (verme meníngeo), 330, **331**
Park,
  Orlando, 7
  Thomas, 7, 275
Parque
  área de, 643
  Científico Nacional de Investigaciones Ambientales, Carolina del Sur, 430
  Nacional, 646, **647**, **649**
    Bialowieza, Polonia, **304**, 307
    de Doñana, España, 262
    de las Great Smoky Mountains, 354, 364, 366, **365**, 413
    de los Everglades, Florida, **579,** 582
    de los Volcanos de Hawai, 442
    de Yellowstone, **435**, 434-435, 636
    Glacier Bay, Alaska, 396, **404**
    Wankie, África central, 145
    Wrangell-St. Elias, Alaska, 194
  transfronterizo de Great Limpopo, 649, **649**
Partenogénesis, 173
Partes bucales, alimentación y, **140**
Parus major (carbonero común), 177, 247, 250
Passerina cyanea (colorín azul), 419
Pastadores/Ramoneadores/herbívoros, 141, 556, **557**
Pasto marino *(Haloidule beaudettei),* **197**
Pastor, John, 449
Pastoreo/ramoneo
  en los territorios del Oeste, 320-321
  estimulación foliar por, 319
  impacto del, 318
  perturbaciones por, 436
  praderas, 454
  sobrecompensación por, 320, **320**
Pato cabezón *(Aythya collaris),* **210**
Patógenos, parásitos como, 328
Patrones de distribución espacial, **201**
Pauly, Daniel, 466
Pavo, **206**
  cristatus (pavo real), 176
  real *(Pavo cristatus),* 176
Peat, Helen, 266
Peces
  anadromos, 559
  arrecifes de coral y, 563
  bancos, 201
  captura, 626-627
  capturas por persona, **601**
  cola de espada, **178**
  crecimiento poblacional, **620**
  de arrecife, 143
  depredadores, 573
  digestión, 142-143
  extinción comercial, 624-625
  flotabilidad, 163, **163**
  respiración, 147
  sistemas respiratorios, **146**
  zona limnética, 549
  zona pelágica, 562
Pelitre, 612
Peltandra *(Peltandra virginica),* **483**
Peltigera rufescens, 506
Peltonen, Anu, 267
Pemphigus (pulgones formadores de agallas), 187
Penicillus spp., 398
PEP carboxilasa, 128
Pequeña
  Edad de Hielo, 61
  musarañas *(Sorex* spp.*),* 158
Perca
  amarilla *(Perca flavescens),* 624
  americana *(Micropterus salmoides),* 379
  flavescens (perca amarilla), 624
  puesta de huevos, 181
Perennes, herbáceas, 180
Perez-Soba, Marta, 657
Perifiton, 551, 553
Periodo
  Cretácico, 587, **587**, 630-631
  de rotación, 602
  neolítico, 598
Permafrost, 538
Permutación, presa, 306
Peromyscus maniculatus (ratón ciervo), 209
Persecución por depredadores, 315, 318
Perturbaciones
  causas, 433-437
  experimentos, **280**
  impacto sobre el paisaje, 432-433
  patrones de la sucesión en, 405, **405**
  por humanos, 437-438
  sucesión secundaria y, 397-398
Pesca
  comercial en el lago Erie, **621**, 623
  reducción, 604
  rendimiento sostenido, 622-623, **623**
Pesquerías, 617, 620-625
Peste
  bovina, 333
  bubónica, 334
  negra, 334
Pesticidas, 608, 611
Petersen, C.D.J., 617
Peterson, Roger Tory, **31**
Petrie, Marion, 176
Pez gruñón (Sciaenidae), 559
pH, 80-81, 580
Phagocytes vernalis (planarias), 162
Phalaenoptilus nuttallii (chotacabras de Nutall), 159
Phasmatidae (insectos palo), 314
Phoca groenlandica (foca de Groenlandia), 243, **244**
Phocaena spp. (marsopas), 160
Phoradendron spp. (muérdago), 329
Phylloxera caryaeglobuli (filoxera), **331**
Physeter catodon (cachalote), 73
Pianka, E., 189
Pibí oriental *(Contopus virens),* 384, 424, **425**
Picabuey de pico rojo, 340
Picamadero
  aliamarillo americano *(Colaptes auratus),* 32, **33**
  alirrojo americano *(Colaptes cafer),* 32
Picea
  de Engelmann *(Picea engelmannii),* 538
  de Sitka *(Picea sitchensis),* **5**
  negra *(Picea mariana),* **539**
  spp. (abetos), 396
    migración postglacial, **410,** 411
    P. abies (abetos rojos), 538, **665**
    P. engelmannii (picea de Englemann), 538
    P. glauca, **121**
    P. mariana, **121**
    P. sitchensis (picea de Sitka), **5**
    temperaturas de congelación y, 133
Pickett, Steward, 282
Picnoclina, **492**

- Pico pubescente *(Picoides pubescens)*, 330
- *Picoides pubescens* (pico pubescente), 330
- Piel, termorregulación y, 147, 148-149
- *Pieris protodice* (mariposa blanca de la col), 265
- Pingüinos, 44-45
  - de las Galápagos *(Spheniscus mendiculus)*, 44-45
- Pino
  - blanco *(Pinus strobiformis)*, 342
  - cembro *(Pinus cembra)*, **665**
  - de hoja pequeña *(Pinus echinata)*, **398**
  - de Lord Weymouth *(Pinus strobus)*, 329, **410**, 412
  - de Oregón *(Pseudotsuga menziesli)*, 180, **180**
  - de playa *(Pinus contorta)*, 435, 538
  - de Virginia *(Pinus virginiana)*, **668**
  - palurdo *(Pinus taeda)*, **616**
  - ponderosa *(Pinus ponderosa)*, 538
- *Pinus* spp. (pinos)
  - *P. banksiana*, **121**
  - *P. contorta* (pino de playa), 435, 538
  - *P. echinata* (pino de hoja pequeña), **398**
  - *P. ponderosa* (pino ponderosa), 538
  - *P. serotina* (pino de charca)
  - *P. strobiformis* (pino blanco), 342
  - *P. strobus* (pino de Lord Weymouth), **121**, 329, **410**
  - *P. taeda* (pino palurdo), 616
  - temperaturas de congelación y, 133
- Pinzón
  - de Darwin mediano *(Geospiza fortis)*, 18, **19**
  - mediano del suelo *(Geospiza fortis)*, 293, **296**
  - pequeño de tierra *(Geospiza fuliginosa)*, 293, **296**
- Piquero enmascarado, fraticidio, **185**
- Piral del maíz *(Ostrinia nubilalis)*, 312
- *Piranga olivacea* (tángara escarlata), 384
- Pirenestes ventrinegro *(Pyrenestes ostrinus)*, 21, **23**
- Piromineralización, 619
- *Pisaster* (estrella de mar), 374, **375**
- *Piyuophis melanoleucus*, 314
- Plagas, 334
  - Nociva Federal, 211
- Planarias *(Phagocytes vernalis)*, 162
- Planeadores del azúcar, **518**
- Plano de la eclíptica
  - definición, 49
- Plantas
  - absorción
    - de carbono, 114-115
    - de nitrógeno, 336
  - adaptaciones, 108-138, **381**
  - balance hídrico en, 88
  - biomasa en los ecosistemas mundiales, **450**
  - caducifolias, 126, 133, 522, **522**
    - en época seca, 128, 522
    - en invierno, 133, 522
  - cultivadas, 34
  - defensas, 319-322
  - dioicas, 173-174, **174**
  - dióxido de carbono atmosférido y, 657-659
  - diversidad y recursos, 385, 388
  - elementos esenciales, **134**
  - especies endémicas de EEUU, **640**
  - evolución, **586**
  - ganancia de carbono, **116**, 117
  - herbivorismo, 318-319
  - hermafroditas, 174, **174**
  - hidrófitas, 576
  - letargo, 454
  - monoicas, 174, **174**
  - parásitos, 328
  - reproducción asexual, 201
  - transporte de agua, **112**
  - uso de recursos, 250
  - vascular, 88, 585
  - zona de copas / bóveda vegetal, **89**, 90
- *Plantesamfund* (Warming), 6
- Plantones
  - supervivencia, 121, 125, 122-123, **126**
  - tasas de crecimiento, **123**
- Plásmidos, 38
- *Plasmodium* spp., 329
- Plasticidad fenotípica, 28, 30
- Plataforma continental, **564**
- Plátano *(Platanus occidentalis)*, 361, 475, 476
- *Platanus occidentalis* (plátano), 361, 475, 476
- *Platypodium elegans*, **123**
- Playas de arena, 362, **363**, 572-574
- Playero aliblanco *(Catoptrophorus semipalmatus)*, 575
- Pleistoceno, 409, 587, **587**
- *Plethodon* spp. (salamandras), **39**
- Plumas, 156
- Pneumatóforos, 575
- Población
  - abiertas, 215
  - abundancia, 199-202
  - cambios, 209-213
  - central, 257
  - cerrada, 215
  - definición, 5, 196
  - distribución de, 198-199, **198, 200**
  - estadística, 9, 204
  - estructuras de edad de, 204-208
  - extinciones, 229-230
  - frecuencia génica en, 29-30
  - fuente, 264
  - individuos y, 196-198
  - isoclinas cero, 277
  - matriz, 257
  - máxima viable (PMV), 641
  - movimiento dentro de, 208-209
  - propiedades de, 196-214
  - proporciones sexuales en, 208
  - protección de, 640-643
  - regulación, 235-254
  - satélite, 257
  - sincronización de, 265-266
  - sumidero, 264
- Podsolización, 101
- *Poecile carolinensis* (chochín de Carolina), 424
- Poiquilotermia, 149
- Poiquilotermos, 149, 154-155, **154**, 181
- Poliandria, 175
- Policultivo, 605
- Poligamia, 175, 177
- Poliginia, 175
- Polillas, termorregulación, 156-157
- Polinización, 341
- Poliploidía, 34
- Polo
  - Norte, 49
  - Sur, 49
- *Polygonum pensylvanicum*, 291
- Pool genético, 28
- Poole Basin, Inglaterra, **423**
- Poorter, Hendrik, 657
- *Populus* spp. (chopos o álamos), 396
- *Porthetria dispar* (mariposa lagarta), 318
- *Potamogeton* (espiga de agua), **29**, 549
- Potasio (K), **134**, 143
  - potencial acuoso, **114**
  - raíces y área de, **130**
  - respiración, 119-120, **120**
  - respuesta frente a la luz, **118**, **121**
  - sección transversal, **111**
  - tasas de crecimiento, 124
- Potencial
  - hídricos, 112-113, **114**
  - mátrico, 113
  - osmótico, 113
- Power, Mary, 379
- Pozos, calidad del agua, 609
- Pradera
  - actividad agrícola y, 633
  - anuales. *Véase también* Praderas, 537
  - comunidades, 348
  - de hierbas altas, 537, 659
  - de hierbas bajas, 537
  - ecosistemas, 649
  - eficiencia de consumo, 465
  - especies de aves de hábitats interiores, 426
  - fuego y, 434-436
  - herbáceas, **357**
  - mixta, 537
  - niveles de dióxido de carbono y, 676-677, **677**
  - ollas o cubetas, 582
  - pastoreo/ramoneo, 320-321
  - patrones de flujo de energía, **466**
  - precipitación, **529**
  - producción primaria neta relativa, 454

    reparto de los recursos del suelo, **291**
    sobrepastoreo, 454
    tamaño de los fragmentos/parcelas en, 424, 426
    tipos de, 537
    variación del hábitat, **422**
    zona templada, **536**, 536-538
Pradero occidental *(Sturnella neglecta)*, 426
Prados, reflexión de la luz, **89**
Prasad, Anantha, 663, 665
Precipitación
    agua en el suelo, 113
    ciclo del nitrógeno y, 479
    contenido en lignina y, 479
    El Niño-Oscilación del Sur y, 62
    en el ciclo del agua, 68
    patrones globales de, 58-60
    producción primaria neta y, 446, 478-479, **479**
    sabanas tropicales y, 526-529
    tasas anuales de, **58**
    temperatura y, 521
    textura del suelo y, **529**
    uso de fertilizantes y, 609
    zona de convergencia intertropical (ZCIT), **59**, **60**
Preempción, 272
Presa
    cambios de fenotipo, 316-317
    coevolución de depredadores y, 313
    comunidades de las praderas herbáceas, **357**
    consumo de, **305**
    crecimiento poblacional, 301
    defensas, 313-315
    densidad, **300**, 303-308
    dinámicas, 322-324
    /pantanos/embalses, 550
    permutación, 306, **306**
    posición en las redes tróficas, **374**
    tamaño, **309**
    tasas de depredación y, **303**
Presión
    atmosférica, 51
    de vapor, 57, **112**
    osmótica, 113
    para el uso del suelo, 354
Primates, selva lluviosa, 525
Primera ley de la termodinámica, 445
Principio
    de exclusión competitiva, 276-277
    de Hardy-Weinberg, 30
Principles of Animal Ecology (Allee, Emerson, Park, Park and Schmidt), 6
Proceso de Haber-Bosch, 484-485, 610
Producción
    agricultura
        de roza y quema y, **607**
        sostenible, 610-611
    bruta, **451**
    compromisos en la agricultura, 608
    de alimentos. *Véase también* Agricultura, 610
    de carne, **601**
    de esperma, 173
    diversidad y, 591, 594
    neta
        anual, 180
        del ecosistema, 502
    primaria, 107
        bruta (PPB), 445
        cadenas tróficas, 462
        control por los depredadores (*top-down*), 457
        diversidad y, 591, 594
        eficiencia de consumo y, 463
        en la Tierra, **449**
        fijación de energía y, 445-446
        neta (PPN), 445
            aérea (PPNA), **451**, **456**, **457**,659
        producción secundaria y, 456-457
        apropiación humana, 458-459
        biomasa en pie y, **454**, 452-454
        ciclo del nitrógeno y, **509**
        de los océanos, 565
        del fitoplancton, **446**
        dióxido de carbono y, 659
        distribución espacial de, **459**
        ecosistemas
            mundiales, **450**
            terrestres, **447**, **471**
        estimas de, 447, 458-459
        lluvia y, **479**
        precipitación y, 478-479
        producción bruta y, **451**
        relativa (PPNR), 454
        variabilidad geográfica, **453**
    perfiles térmicos oceánicos y, **565**
    riqueza de especies y, 588-590
    secundaria, 456-457, **457**
Productores
    secundarios, 107
    circulación de nutrientes, 6
Productos de maderas nobles/duras, 615
Profundidad de compensación, 451
Programas de reubicación, 644
Promiscuidad, 175
Proporciones
    de carbono y nitrógeno (C:N), 481-482, **481**
    en peso de las hojas (PPHs), 124-125
    (o razones) de superficie foliar (PSFs), 124
    sexuales, 208
Prosopis spp. (mezquite), 436, 531
Proteína, nitrógeno en, 143
Protozoos, 473
Provincia
nerítica, 560
    oceánicas, 560
Proyectos de restauración, 348-349
Pseudoacris nigrata (rana de coro sureña), 31, **32**
Pseudoacris triseriata feriarum (rana de coro de montaña americana), 31, **32**
Pseudobombax septentatum, **123**
Pseudomonas, bacteria, 506
Pseudomyrmex spp. (hormiga), 340
Pseudophyllinae (insectos hoja), 314
Pseudotsuga menziesli (pino Oregón/abeto de Douglas), 180, **180**
Pteridófitos (helechos), 586
Ptychoramphus aleuticus (alcuela oscura), 247
Puentes
    de hidrógeno, 71
    polares covalentes, 71
Pueraria montana (kudzú), 211
Puerco espín *(Erethizon dorsatum)*, 540
Pulgas de playa
    (Anfípodos), 573
    (Talorchestia spp.*; Orchestia* spp.*)*, 362
Pulgón
    de la avena *(Rhopalosiphum padi)*, 376
    de las ortigas *(Microlophium carnosum)*, 376
    formadores de agallas *(Pemphigus)*, 187
    verde de la alfalfa *(Acyrthosiphon pisum)*, 323, **323**
Pulliam, Ronald, 264
Pulmones, formación de, 145
Punto
    calientes de diversidad, 640
    de compensación de la luz, 110
    de marchitamiento, 97, **98**
    de saturación de la luz, 110
Pyrenestes ostrinus (pirenestes ventrinegro), 21, **23**

Q

Quenopodios, 530
Quercus spp. (robles/encinas), 361, **398**, **410**
    clases de edad, **208**
    parásitos, 329
    Q. berberidifolia (roble arbustivo), 533, **533**
    Q. gambelii (roble blanco de las Rocosas), 533
    Q. ilex (encina), 533
    Q. rubra (roble americano), **120**
    Q. suber (alcornoque), 533
Quiscalus quiscula (zanate común), 184

R

Radiación, **48**
    de onda
        corta, 47
        larga, 47, 51
    electromagnética, 46-49, 51
    fotosintéticamente activa (PAR), 47, 447
        absorbida (RFAA), 447
        adaptación de las plantas frente a, 118-121, 124-126
        altura de la zona de copas y, **93**
        fotosíntesis neta y, 110

    - producción primaria neta y, 479
    - profundidad de la columna de agua y, 451
    - variación
      - anual, **91**
      - diaria, **91**
  - infrarroja, **49**
    - cercana, **49**
    - lejana, **49**
  - solar
    - absorción por el agua, 73, **74**
    - actividad de las manchas solares, 62
    - ángulo terrestre frente a la, **49**
    - cubierta vegetal y, 89-90
    - en la Tierra, 46-47
    - estacionalidad, 49, 51
    - media global, **52**
    - microclimas y, 63
    - variación anual, **52**
  - ultravioleta, **49**
- Radio Island Jetty, Carolina del Norte, 339
- Rádula, 460
- Raíces, 111-112, 116-117, **130**, **135**, **251**
- Raigrás/ballico *(Lolium spp.)*, 340
- *Rallus longirostris* (rascón badajo), 575
- Ramets, 197, 267
- Ramonear
  - descripción, 322
  - herbivorismo, 318
  - modificación del hábitat por, 356
  - por los ciervos, **437**
- Rana
  - cuidado parental. *Búsquense también por su nombre específico*, 181
  - de coro
    - de montaña americana *(Pseudoacris triseriata feriarum)*, 31, **32**
    - sureña *(Pseudoacris nigrata)*, 31, **32**
  - de la madera *(Rana sylvatica)*, 160, 317
  - *sylvatica* (rana de la madera), 160, 317
  - *tigrina* (renacuajo), **242**
- *Rangifer tarandus* (reno/caribú), 209, 217, **230**, 539
- Rango,
  - de temperatura operativos, 154
  - estadística, 20-21
  - geográficos, 198, 209-210, 212-213
- Ranúnculos, 174
- Rareza, medidas de diversidad y, 354
- Rascón badajo *(Rallus longirostris)*, 575
- Rastrillos branquiales, **36**
- Rata canguro de Merriam *(Dipodomys merriami)*, 252
- Rata
  - negra *(Rattus rattus)*, 334
  - almizcleras *(Ondatra zibethicus)*, 582
  - almizcleras *(Ondatra zibetnica)*, 175
- *Ratibida pinnata*, 280-281, **281**
- Raticidas, 608
- Ratillas de las praderas *(Microtus pennsylvanicus)*, 209
- Ratón
  - ciervo *(Peromyscus maniculatus)*, 209
  - de campo *(Apodemus sylvaticus)*, **335**
  - de las praderas *(Microtus ochrogaster)*, 175
  - de pies blancos, 159
  - doméstico *(Mus musculus)*, 245
  - leonado *(Apodemus flavicollis)*, 307
  - torpor diario, 159
- *Rattus rattus* (ratas negras), 334
- Ravenstein, E. G., 239
- Razón raíz-brotes (R:B), 453
- Reabsorción, 471
- Reacción
  - de carboxilación, 109
  - endotérmicas, 445
  - exotérmicas, 445
- Reciclaje, recursos, 603-604
- Recolonización, 257, 434
- Recursos
  - asignación, 308-309
  - competencia y, 240, 279, 282
  - debajo del suelo / subterráneo, 388
  - diversidad vegetal y, 385, 388
  - gestión, 625-627
  - modelo de uso, 602
  - parasitismo y, 328
  - renovación, 603
  - reparto de, 289-292
  - selección de pareja, 177
  - tasas de suministro, 605
  - uso
    - humano de los, 598-629
    - por los vegetales de los, 250
    - sostenible, 602-604
  - zonas de agotamiento, 250
- Red
  - de Hartig, **337**
  - de deriva, 623
  - tróficas
    - bosques boreales, **374**, **379**
    - comunidades de praderas, **357**
    - conectancia, 373
    - estructura de la comunidad y, 377-378, 379
    - ilustración, **358**
    - interacciones entre especies y, 356-357
- Reflexión, energía de la luz, **91**
- Reforestación, 8, 656
- Refugios
  - de vida salvaje, **647**
  - Nacionales de Vida Salvaje, 645
  - para especies de presas, 303, 305
- Región
  - antárticas, 156, 566
  - árticas, 156, 566
  - de Rondonia, Brasil, **633**
  - deltaicas, 672
- Regla empírica, 24-25
- Regolito, 94
- Reich, Peter, 121, 450
- Reineta crucífera *(Hyla crucifer)*, 160
- Relaciones planta polinizador, 341
- Reloj
  - biológico interno, 164
  - de día
    - lunar, 167-168
    - solar, 167-168
- Relyea, Rick A., 316-317
- Renacuajos, 241
  - de rana arborícola gris *(Hyla versicolor)*, 316-317
- Rendimiento
  - máximo sostenido (RMS), 620, 622-623, **623**
  - sostenidos, 602-604, **604**
  - uso de recursos y, 602
- Reno/caribú *(Rangifer tarandus)*, 209, 539
- Reproducción
  - asexual, 172-173
    - descripción, 29
    - tasas de crecimiento y, 266
    - tasas de extinción, 267
    - vegetales, 201
  - balance energético y, 177, 180
  - barreras, 31
  - ciclos, 166-167, **166**
    - estacionales, 143
  - competencia intraespecífica y, 243
  - esfuerzo, 184-186
  - momento de, 180
  - selección de hábitat y, 186-187
  - sexual, 172-173
    - barreras, 31
    - descripción, 29
    - formas de, 173-175
    - mecanismos precopulatorios, 30
    - recombinación genética y, 29
- Reptiles, cuidado parental. *Búsquense también por su nombre específico*., 181
- Reserva
  - Biológica Jasper Ridge, 256, 676, **676**
  - Forestal Koolau, Hawai, **478**
  - forestales de Makawao, Hawaii, **478**
- Reservorios, 550
- Resinas, 320
- Resistencia
  - a antibióticos, 38
  - a la congelación, 132
- Respiración, 114-116, **115**, **121**, 146, 451
- Respuesta
  - inmune, 330
  - funcionales, 303
    - curvas, **303**, **304**
    - tipo I, 303
    - tipo II, 305
    - tipo III, 305
  - numéricas, 302

Resthaven Wildlife Area, Ohio, 280
Retes, 161, **161**
Retículo, 141
Retranslocación, 471
Retroalimentación *(feedback)*,
  homeostasis y, 147-148
Revolución
  Industrial, 598, 654
  «verde», 485
Rhabdophaga strobiloides (mosquito de las agallas), **331**
Rhizobium, bacteria, 336, **337**, 504
Rhopalosiphum padi (pulgón de la avena), 376
Ribulosa bifosfato (RuBP), 109, 128
Rigler, F. H., 452
Rinoceronte
  blanco *(Ceratotherium simum)*, 643
  negro *(Diceros bicornis)*, 643, **643**, 644, **644**
Riñones, excreción de sales, 163
Río Amu Dar'ya, 602
Río Syr Dar'ya, 602
Riqueza de especies. *Véase también* Diversidad biológica; Diversidad
  árboles, **669**
  área de la parcela y, **426**
  comparaciones, 592-593
  diversidad y, 351-352
  efectos de borde, 419
  en ecosistemas terrestres, 588-590
  esfuerzos de conservación y, 638-640
  gradientes
    de altitud y, **591**
    de elevación, 589-590
    latitudinales y, **589**, **591**
  hábitats isla, **426**
  humedales, 578-579, 582
  influencias sobre, 592-595
  invertebrados, 585
  reemplazamiento de especies, 404-405
  selvas tropicales, 385
  tamaño de la parcela y, 423-424
  tendencias en, **670**
  variación geográfica en, 587-588
Ritmos circadianos, 164
Rizomas, 173
Robertson, Philip, 383
Robinia pseudoacacia (falsa acacia), 197
Robinson, Beren W., 36-37
Roble
  americano *(Quercus rubra)*, **120**
  arbustivo *(Quercus berberidifolia)*, 533, **533**
  blanco, **668**
  blanco de las Rocosas *(Quercus gambelii)*, 533
  (Quercus spp.), 361, **398**, **410**, 533, **668**
    clases de edad, **208**
    parásitos, 329
Rododendros, 126
Rubisco (ribulosa bifosfato carboxilasa oxigenasa), 109, 118-119, 133, 515, 658
RuBP (ribulosa bifosfato), 128
Rubus (zarzas, zarzamoras), 26
Rumen, función, 141
Rumiantes, 141, **142**
Ruppia maritima, 559, **574**
Russell, Edmund, 612
Ruta
  CAM (Metabolismo ácido de las crasuláceas), 129, **130**
  fotosintética
    C_3, 109, **110, 111, 132**
    C_4, 128, 129, **132**, 280

S

Sábalo
  (Alosa), 559
  (Dorosoma cepedianum), 183
  (Megalops atlanticus), 270
Sabanas
  carnívoros, 528
  de robles, 450
  distribución geográfica, **528**
  precipitación, **529**
  tropicales, 526-529, **528**
  vegetación, 528
Saciedad del depredador, 315
Sacos aéreos, aves, 146
Saguaro *(Cereus giganteus)*, 531
Salamadra
  de Clemson *(Plethodon jordani clemsonae)*, **39**
  de dorso encarnado *(Plethodon cinereus)*, 189
  de las Montañas Allegheny *(Desmognanthus ochophaeus)*, 180
  de las tierras altas *(Plethodon jordani melaventris)*, **39**
  de mejillas rojas *(Plethodon jordani jordani)*, **39**
  de Metcalf *(Plethodon jordani metcalfi)*, **39**
  de patas rojas *(Plethodon jordani shermani)*, **39**
  de Rabun Bald *(Plethodon jordani rabunensis)*, **39**
  de Teyahalee *(Plethodon jordani teyhalee)*, **39**
  diversidad, 35, 180, 268
  moteada *(Ambystoma maculatum)*, 189
  razas geográficas, **39**
  subespecies, **39**, **40**, 189-190
Salicaria *(Lythrum salicaria)*, 634
Salicornia europea (salicornia), 243, **244**, **574**, 575
Salicornias *(Salicornia* spp.*)*, 243, **244**, 574, **574**, 575
Salinidad
  charcas de marea, 572
  en estuarios, **84**, 491-492, 559
  estratificación, 84
Salinización, 99, 102
  de las tierras secas, 102
Salitre, 484
Salix (sauces), 34, 143
Salmón
  del Pacífico *(Oncorhynchus* spp.*)*, 209
  real *(Oncorhynchus tshawytscha)*, 194-195
Sangre
  caliente. *Véase* Homeotermos
  fría. *Véase* Poiquilotermia
Sapos, 181
  americano *(Bufo americanus)*, 31
  de espuela de Couch *(Scaphiopus couchi)*, 161, 531
  de Fowler *(Bufo woodhousei fowleri)*, 31
Sarampión, evolución de, 334
Sardina del Pacífico *(Sardinops sagax)*, 620, **621**
Sardinops sagax (sardinas del Pacífico), 620, **621**
Sargazo gigante *(Macrocystis pyrifera)*, 88
Satélites
  estimas de PPN, 447, 458-459
  monitorización de la temperatura, 666
Saturación
  definición, 97, **98**
  presión de vapor, 57, **57**
Sauces *(Salix)*, 34, 143, 377
Saúco de marjal *(Iva frutescens)*, 386-387, **387**, 574, 575
Scaphiopus couchi (sapo de espuelas de Couch), 161, 531
Sceloporus occidentalis (lagarto occidental), 332
Schall, J. J., 332
Schimper, A. F. W., 519
Schmidt, K. P., 7
Schouw, J. F., 519
Schuur, Edward A. G. (Ted), 477, 478-479
Sciurus
  hudsonicus (ardilla roja), 539
  vulgaris (ardilla roja europea), 184
Scolytus multistriatus (escarabajos de la corteza del olmo), 329
Secuoya
  gigante *(Sequoiadendron giganteum)*, 34, 538
  roja *(Sequoia sempervirens)*, **88**
Sedum smallii (uva de gato), 222, **223**, **224**
Segunda ley de la termodinámica, 445
Seiurus aurocapillus (chipe suelero), **187**, 384, 424, **425**, 426
Selección
  ciclo vital del maíz, 188
  corta selectiva (selection cutting), 615
  direccional, 19, **22**
  disruptiva, 20, **22**

  - domesticación, 188
  - estabilizante, 19, **22**
  - intersexual, 176
  - intrasexual, 176
  - K, 189
  - natural
    - condiciones requeridas, 18-21
    - divergencia de especies y, 32-34
    - heredabilidad, 22-26
    - parasitismo y, 332
    - teoría de la, 6, 18
    - tipos de, **22**
    - variabilidad genética y, 28-29
  - *r*, 189
  - sexual, 176-177
- Selenio (Se), **134**
- Selvas
  - de Madagascar, 632
  - lluviosas tropicales, 385
    - Borneo
    - de Costa Rica, 479
    - declive, **632**, 632
    - distribución geográfica de, **524**
    - ejemplos, **525**
    - estratificación vertical, 524, **527**
    - Madagascar, **632**
    - suelo, 525
    - zona ecuatorial, 524-525
- Semejanza a objetos, 314
- Semelparidad, 180
- Semélparo, 358
- Semillas
  - abundancias, **284**
  - almacenamiento/reserva de nutrientes, 122
  - cáscara dura, 344
  - competencia, **293**
  - compromisos en, **182**, 182-183, **183**
  - dispersión, 208, 266, 341-342
  - distancia con respecto a los árboles parentales, **209**
  - germinación, **278**
  - patrones de caída de semillas, 208
- *Sequoia sempervirens* (secuoya roja), **88**
- *Sequoiadendron giganteum* (secuoya gigante), 34, 538
- Sera, 392
- Serie liotrópica, 98
- Serotinia, 435
- Serpiente
  - coral del oeste *(Micruroides euryxanthus)*, 314
  - coral oriental *(Micrurus fulvius)*, 314
  - de cascabel, mimetismo, 314
  - falsa coral *(Lampropeltis triangulum)*, 314
  - rey de montaña *(Lampropeltis pyromelana)*, 314
  - temperatura corporal, 155
  - toro, 314
- Servicio
  - de Parques, EEUU, 645
  - Geológico, EEUU, 354, **420**
  - Nacional de Parques, EEUU, 354
- *Sesleria caerulea*, **132**
- *Setaria faberii* (cola de zorro amarilla), 291
- Seto, 428
- Shaffer, M. L., 641
- Shapiro, Arthur, 265
- Shelford, Victor E., 6, 520
- Shoemaker, Willie, 39
- SIDA, 332, 334
- Sillett, T. Scott, 248-249
- Silliman, Brian, 460-461
- *Silybum marianum*, 284
- Simberloff, Daniel, 428
- Simbiosis, 327, 504
- *Sinapsis alba* (mostaza blanca), 385
- Sistema
  - de Información Geográfica (SIGs), 420-421
  - de preservación del bosque, 614-615
  - de transporte oceánico, 658
  - del árbol-semilla, 614-615
  - nervioso autónomo, **148**
  - nervioso voluntario, **148**
  - respiratorios, **146**
- Slatyer, Ralph, 400
- Slobodkin, Larry, 380
- Smith,
  - Fred, 380
  - Thomas B., 20
- Smog/niebla tóxica de Los Angeles, **65**
- Sobrecompensación, por pastoreo, 320, **320**
- Sobremezcla mareal, 84
- Sociedades de cazadores-recolectores, 598
- Sodio (Na), **134**, 143
- Sol, 46-47, 49, 51, 82-83
- Solsticio de verano, **51**
- Soluciones
  - acuosas, 76
  - alcalinas, 80
- Solutos, descripción, 76
- Solventes, 76
- Sombras de lluvia, 60, **61**, **61**, 478, 529-530
- *Sorex* spp. (pequeñas musarañas), 158
- Sortijitas *(Aphantopus hyperantus)*, 265
- Sostenibilidad
  - capacidades de carga y, 236
  - compromisos en agricultura, 608
  - en ecosistemas naturales, 604-605
  - limitaciones, 604
  - métodos agrícolas, 610-611
  - poblaciones humanas y, 598-629
  - uso de recursos, 602-604
- Sotobosque, 359, **401**, 436-437, 525
- Sousa, William, 393
- Southern Appalachian Man y el Programa Biosfera, 354
- *Spartina alterniflora* (cordelera de las marismas), 382-383, **460**, 460-461, **477**, 574
- *Spartina patens* (heno de las marismas), 382-383, **574**
- *Sphagnum* (musgo), 580
- Sphecidae (avispas solitarias excavadoras), 314
- *Spheniscus mendiculus* (Pingüinos de las Galápagos), 44-45
- Stachowicz, John J., 338-339
- Stebbins, Robert, 35
- *Stenocara* sp. (escarabajos de la familia *Tenebrionidae*), 106
- *Stereocaulon volcani* (liquen), 442
- *Stipa neomexicana* (esparto mexicano), 289, **290**
- *Sturnella neglecta* (Pradero occidental), 426
- Subespecies, 35
- Subpoblaciones, 199, 208, 642
  - locales, 199
- Subsidencia mareal, 491
- Subsuelos, **96**
- Sucesión
  - cambios
    - autogénicos y, 400-404
    - de dominancia, 401
  - colonización y, 402
  - definición, 367, 391-392
  - especies heterotrofas y, 405-407, **407**
  - estudios de, 400
  - primaria, 396-397
  - secundaria, 396
    - comunidades de praderas marinas, **399**
    - diversidad durante, 404-405, **404**, **405**
    - perturbaciones y, 397-398
  - tasas de renovación, 402-403
- Suculentas, 530
- Suding, Katherine N., 280-281, 432
- Suelo
  - aluvial, 396
  - cambios
    - de temperatura, 670
    - en nitrógeno, **404**, 484-485
  - capacidad de intercambio iónico, 98-99
  - capacidad de retención de humedad, 97-98
  - características de, 94-95
  - color de, 95
  - déficits de humedad, 525
  - de laterización o lateríticos, 99
  - en selvas, 525
  - esterilizantes, 295
  - estratificación, 383
  - experimentos de perturbación, **280**, 280-281
  - formación de, 94-95
  - función de, 92-94
  - horizontes, **96**, 97-98
  - lixiviación de nitratos, 509
  - materia orgánica muerta en, 504
  - métodos de conservación, 610
  - nutrientes, 611
  - órdenes, **101**
  - precipitación y, **529**

  - rocosos, **101**
  - salinización, 102
  - texturas, 95, **95**
  - tratamientos de manipulación de vecinos, **386**
- Suitcliffe, Odette, 265
- Sulfato, **664**
  - ferroso, 406
- Sulfuro de hidrógeno, 511
- Superenfriamiento, 160
- Surinam, 672
- *Syncerus caffer* (búfalo cafre/africano), 333
- *Synedra ulna*, 276, **276**

T

- Tablas
  - de proyección poblacional, **225**, **226**, 226-228
  - de vida, 218-221, 221-222, 223-224
  - de vida dinámicas compuestas, 221
  - de vida específicas en el tiempo, 221-223
- *Tachigalia versicolor*, **123**
- Tácticas de caza, 315, 318
- Taiga, 538, 540
- Takla Makan, 530
- Talo, liquen, 336
- Tamaño
  - Corporal
    - área de acción, 267
    - eficiencia de producción y, 459
    - extinción y, 267
    - medidas de diversidad y, 354
    - termoregulación y, 157
  - de puesta, 184, 185-186, **185**, 332
  - del pico, 18
  - fecundidad y, 181-184
  - muestrales, 25
  - poblacional
    - cambio en, 215-218, **216**
    - cambios en, 227
    - comportamientos sociales y, 245-246
    - crecimiento poblacional y, **217**
    - dependiente de la densidad, 237-238, 240
    - determinación por la densidad y, 202
    - efectivo, 642
    - índices de, 202-203
    - variabilidad temporal, 263
- *Tamarix* spp., 531
- *Tamias striatus* (ardilla listada), 159
- Tangará
  - escarlata *(Piranga olivacea)*, 384
  - /frutero (Thraupidae), **31**
- Taninos, 320
- Tansley, Arthur G., 6, 442
- *Taraxacum officinale* (diente de león), 208
- Tasa
  - brutas de reproducción, 225
  - de aumento de la biomasa (TAB), **659**
  - de crecimiento relativo (TCRs), 124-125
  - de descomposición, 474, **476**
  - de inversión, 624-625
  - de mortalidad
    - cambio climático y, 675
    - crecimiento poblacional y, 215-218
    - específica de la edad, 221, 226-228
    - relacionadas con el tiempo, 678
    - tamaño poblacional y, 236, **236**
    - temperatura y, 678
  - de multiplicación finitas, 227
  - de natalidad
    - absoluta, 225
    - ardilla gris, **225**
    - crecimiento poblacional y, 215-218
    - específica de la edad, 225-228
    - tamaño poblacional y, 235, **236**
  - de renovación, 402-403
  - de supervivencia, 226
  - metabólica en reposo, **156**
  - netas
    - de asimilación (TNAs), 124-125
    - de deforestación, 631
  - reproductivas netas, 226
- Técnica
  - de esterilización de machos, 231
  - de captura-recaptura, 203, 644
- Tejido adiposo, 156
- Tellina *(Donax)*, 574
- Temblón americano *(Populus tremuloides)*, **121**, 197, **197**
- Temperatura/s
  - balance energético de los vegetales y, 114-116
  - cambios estacionales, **132**
  - circulación del agua en lagos y, 75
  - contenido en humedad del aire y, 56-58
  - corporal, 149, 154-155, **155**, **164**
  - críticas, 156
  - cubierta vegetal y, 89, **89**
  - del punto de rocío, **57**, 58
  - demanda de agua de los vegetales y, 126, 128-130
  - descomposición y, **480**
  - disminución con la altitud, 51-52, 53, 54
  - extremas, 131-132
  - fotosíntesis y, **131**
  - germinación de semillas y, **278**
  - longitud de onda de las radiaciones y, **48**
  - neblina tóxica y, **65**
  - perfil de Bear Brook, **75**
  - precipitación y, 520-521
  - presión de vapor a saturación y, **57**
  - producción primaria neta y, **447**, 446-450
  - profundidad de la columna de agua y, 74-76
  - regulación de, 267
  - respuesta vegetal a las. 130-133
  - tasas de mortalidad y, **678**
  - tendencias, 662-663, **667**
  - termorregulación y, 147, 148-149
- Tendencia
  - central, 20
  - detección de, 662-663
- Tensión superficial, 73
- Teofrasto, 5
- Teorema del valor marginal, 309-312, **312**
- Teoría del aprovisionamiento óptimo, 308-309, 310-311
- Teosinte, 188
- *Terminalia amazonica*, **123**
- Término municipal de Wisconsin, **418**
- Termitas, 181
- Termoclinas, **74**, 75, 488-489, **488**, **489**, 657
- Termodinámica, leyes de, 445
- Termorregulación, **148**, 152-153
- Termosfera, 52
- Terpenoides, 319
- Terrazas de solifluxión, 541
- Territorialidad
  - áreas de acción, 246
  - competencia interespecífica, 273
  - competencia por, 279
  - crecimiento poblacional y, 246-247, 250
  - leks y, 177
  - selección de pareja y, 177
- *Tetraopes* spp., 318
- *Tetraphis* spp., 202
- *Tetrophis pellucida* (musgo), 199, **200**
- *Thalassia testudinum*, 398, **399**
- *Thamnophis elegans* (culebra listada elegante), **154**, 186
- *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (Darwin), 176
  - *Origin of Species*, 3, 18, 23, 32-34
  - sobre el pavo real, 176
- *The End of Nature* (McKibben), 8
- *The Laws of Organic Life (Zoonomia)* (Erasmus Darwin), 22
- *The Soil Resource* (Jenny), 93
- Thomas, C. D., 261, 265
- Thraupidae (tangará/frutero), **31**
- *Thuja occidentalis*, **121**
- *Thunnus* spp. (atún), 161
- *Tidestromia oblongifolia*, **131**, **132**
- Tiempo
  - atmosférico, 46, 265, **678**. *Véase también* Clima; Precipitación; Viento
  - de búsqueda, 309
  - de renovación, 499
  - geológico, 409-412
- *Tiergeographie auf logischer grundlage* (Hesse), 6
- Tierra/s
  - atmósfera, 654
  - Bajas, 580

  - balance de carbono, 503-504
  - cambio climático global, 653-682
  - capacidad de carga, 239
  - ciclos del agua, 68-69, **69**, 71
  - crecimiento de la población mundial, **601**
  - deforestación, **631**
  - disposición de energía solar, **48**
  - distribuciones de los órdenes de suelos, **101**
  - energía solar y, 444
  - escalas de tiempo geológicas, 409-412
  - inclinación, 49
  - mapa de producción primaria, **449**
  - radiación solar y, 46-47, **49**
  - rotación, 49, 55
  - Vírgenes de Three Ridges, Virginia, 199
- Tifus, 612
- Tilman, David, 276
- Tinbergen, L., 305
- Tinbergen, Niko, 7
- Tipos funcionales, 358
- *Tlorchestia* spp (pulgas de playa), 362
- Tolerancia
  - al estrés, 380-383, **381**
  - fisiológica, 286
- Topillo
  - rojizo *(Clethrionomys glareolus)*, 307
  - *(Microtus* spp.; *Clethrionomys* spp.), 209, 304, 307, **344**, 345
- Topo de mar *(Emerita talpoida)*, 362, 574
- Topografía, 60, 95
- Torch Bay, Alaska, 397
- Tormenta de polvo (*Dust Bowl*), 394
- Torpor, 159
- Tortuga/s, 163
  - boba *(Caretta caretta)*, 183
- Tracto digestivo, **142**
- Trampas, muetreo, 354
- Transferencia de calor por conducción, 152
- Transformación, 38
- Transiciones tierra-agua, 569-583
- Transpiración, 69, 102, 111, **112**, 113
- Trébol
  - blanco *(Trifolium repens)*, 242
  - subterráneo *(Trifolium subteraneum)*, 282, **282**
- Tremátodos, 332
- *Tribolium*
  - *castaneum*, 275
  - *confusum*, 275
- *Trichinella spiralis* (nemátodo), 330
- *Trichogramma brassicae* (avispas parasitoides), 312
- Trichoptera (tricópteros), 73
- Tricópteros (Trichoptera), 73
- *Trifolium*
  - *repens* (trébol blanco), 242
  - *subteraneum* (trébol subterráneo), 282, **282**
- Trifosfato de adenosina (ATP), 109
- *Tringa totanus* (archibebe común), **307**
- Triquinosis, 330
- Trituradores, 554, **557**
- Trochilidae (colibrí), 159
- Trópico
  - de Cancer, 51
  - de Capricornio, 51
- Tropopausa, 52
- Troposfera, 52
- Trouvelot, Leopold, 211
- Trufas, 344
- Tsuga *(Tsuga* spp.*)*, 174, 396
- *Tsuga* spp. (tsuga), 174, 396
- Tuberculosis, 334
- Tucunaré *(Cichla ocellatus)*, 270, 634, **634**
- Tularemia *(Francisella tularensis)*, 332
- Tulipero de Virginia *(Liriodendron tulipifera)*, **91**, **209**
- Tumlinson, James, 321
- Tundra, 540, **540**, **541**, 659
  - ártica, 540-542, 659
- Tunturi, 541
- Turberas, 580, **581**, 582,
  - ácidas, 580
    - elevadas, 580, **581**
    - en manto, 580
    - temblonas, 580
- *Turdus migratorius* (mirlo primavera), 181, 424
- Turgencia, 111-112, 126
- Turlings, Ted, 321
- *Tympanuchus* spp. (gallos de las praderas), 426
- *Typha* spp. (eneas/espadañas)
  - *T. angustifolia* (enea/espadaña de hoja estrecha), 185, 287-288, **288**, 289
  - *T. domingensis* (enea/espadaña sureña), 185
  - *T. latifolia* (enea/espadaña común), 185, 287-288, **288**, 289

U

- *Uca* spp. (cangrejos violinistas), 167
- *Ulmus glabra* (olmo montano), 333
- Ultisoles, **100**, **101**, 525, 536
- *Un banco de ostras es una biocenosis* (Mobius), 6
- Unidad/es
  - de Cambio Ambiental, Oxford, 675
  - salinas funcionales (USF), 76
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), 635, 637, 639-640, **646**, **648**
- *Urochloa mosambicensis*, 279, **279**
- Urogallo de las artemisas *(Centrocercus urophasianus)*, 533
- Urraca australiana *(Gymnorhina tibicen)*, 247
- *Ursus*
  - *americanus* (oso negro americano o oso baribal), 143, 159
  - *arctos* (oso pardo, oso pardo de Alaska, oso gris, oso grizzly), 194, 377
- *Urtica* spp. (ortiga), 376
- Uso del suelo, 102
- Uva de gato *(Sedum smallii)*, 222, **223**, **224**

V

- Valle
  - de Napa, California, 127
  - de Sonoma, California, 127
- Vallen, Van, 313
- Variables
  - dependientes, 12, **12**
  - independientes, 12, **12**
- Variación, 20, 23
  - estacionales
    - área de las hojas, 90
    - ciclos reproductivos, 143
    - de temperatura, **132**
    - diversidad de aves, 594
    - duración del día, 164-167
    - ecosistemas acuáticos, **488**
    - en el ciclo del carbono, 502-503, **503**
    - en la producción, **454**
    - isotermas, **53**
    - precipitación, **60**
    - procesos de aclimatación, 154
    - profundidad del lago, 548
    - radiación fotosintéticamente activa, **91**
    - radiación solar, 49, 51
    - sucesión y, 408
    - tamaño de puesta y, 185-186
    - termoclinas, **489**
  - genética, 28-29, 173
- Varianza, estadística, 21
- Vegetación esclerófila, 533, **533**
- Vejiga natatoria, 163, **163**
- Velds, 537
- Vendenbergh, John, 245
- *Verrucaria* (liquen), 570
- Vertisoles, **100**, **101**
- Viburnos *(Viburnum* spp.*)*, 208
- *Viburnum*
  - *alnifolium*, 359
  - *alnifolium*, 359
- Vientos
  - alisios, **55**, 56, **61**, 62
  - corrientes oceánicas y, 56, 657
  - del Este, **55**
  - del oeste, **55**, 56
  - dominantes, **54**, 55, **55**
  - Efecto Coriolis y, **55**
  - en la dispersión de semillas, 208
  - olas y, 81
  - perturbación por vientos, 433-434
  - polares del este, **55**, 56
  - turbulencia del agua y, 489

Virus
    de inmunodeficiencia humana (VIH), 332
    de la mixomatosis, 266
Viscosidad, 73
Visón *(Mustela vison)*, 582
Vitaminas del complejo B, 141
Vitousek, Peter, 458
Volcanes, 512-513, 548
    Haleakala, 478
Volterra, Vittora, 273
Volumenes, área superficial y, **157**
Von
    Humboldt, Heinrich Alexander, 6
    Linné, Carl (Linneo), 30
Vuelo, insecto, 159
Vulpes vulpes (zorro rojo), **144**, 175

W

Wajnberg, Eric, 312
Walker, Brian, 378
War and Nature (Russell), 612
Warming,
    E., 398
    Johannes, 6
Watson, James, 27
Watt, A. S., 432
Webster, Jack, 489
Wetzel, R. G., 287
Wheeler, William, 7
Whitcomb, R. F., 426
Whitham, Thomas, 186
Whittaker, Robert, 381, 404, 520, 526
Wikelski, Martin, 150-151
Willdenow, Carl Ludwig, 6
Williams,
    J. D., 282, 381
    Kathy, 315
Wilson, E. O., 189, 427, 585, 638
Wilsonia citrina (chipe encapuchado), **187**, 384

X

Xantofilas, 471
Xiphophorus
    hellerim (cola de espada), 178, **178**
    montezumae (espada Montezuma), 178

Y

Yersinia pestis, 334
Yoda, Kyoji, 243
Yuca *(Yucca* spp.), 531
Yucca spp. (yuca), 531

Z

Zanate común *(Quiscalus quiscula)*, 184
Zapateros (Geridae), 73
Zarza, zarzamora *(Rubus)*, 26
Zavaleta, Erika, 676-677
Zea mays (maíz), 188
Zieman, Jay, 398
Zinc, (Zn), **134**
Zona/s
    abisopelágica, 560
    afótica, 360
    batipelágica, 560
    béntica, 360, 548, 560
    de calmas subtropicales, 59
    de contenido mínimo en oxígeno, 77, **80**
    de convergencia intertropical (ZCIT), 58-60, **59**, **60**
    de copas, **401**
    de transición, 418-421
        del paisaje, 418-421
    epipelágica, 560
    fótica, 360, **487**, 560
    hadopelágica, 560
    infralitoral, 571
    intermareal, 83
        descripción, 569, 570
        rocosa, 393, **393**
    limítrofes, 594
    limnética, 548, 549
    litorales, 548, 570
    mesopelágicas, 560
    pelágicas, 560-562
    profundas, 548, 551
    submarreal, 571
    supralitoral, 570
    supramarreal, 570
    termoneutrales, 156
Zonación
    comunidad, 361-362
    definición, 362
    línea de costa rocosa, 570-572, **570**, **571**
Zonotrichia leucophrys (gorrión de corona blanca), 247
Zooplancton
    excreción, 483
    herbívoros, 561
    migración, 360
    producción del fitoplancton y, 456, **457**
Zooxantelas, 336, **336**
Zorro, 175
    ártico *(Alopex lagopus)*, 542
    rojo *(Vulpes vulpes)*, **144**, 175
Zostera marina (gran zostera), 559